

厦门大学新世纪教材大系

(第二版)

海洋生态学

新

● 沈国英 施并章 编著

世

纪

教

材

大

系

科学出版社

中科院植物所图书馆



S0003576

58.45054
239

厦门大学新世纪教材大系

海洋生态学

(第二版)

沈国英 施并章 编著

科学出版社

北京

27959

内 容 简 介

本书以生态系统生态学为中心,从海洋环境,海洋生物生态类群、种群、种间关系、群落,以及海洋初级生产力、能量流动和生物地化循环等方面系统地阐述了海洋生态学的基础知识和理论,并且介绍了海洋生物资源科学管理与利用、海洋污染以及海洋生物多样性保护等理论与实践相结合的生态学内容。同时,现代海洋生态学最新研究前沿,如新生产力、生物泵、粒径谱、微生物食物环的研究进展在各有关章节中均有专门介绍。

本书可作为高等院校海洋科学各有关专业本科生的基础课教材和研究生的选修教材,还可供从事海洋科学、海洋生态学、渔业科学和环境保护科学的科技工作者参考。

图书在版编目(CIP)数据

海洋生态学/沈国英,施并章编著.—2版.—北京:科学出版社,2002
(厦门大学新世纪教材大系)

ISBN 7-03-009864-1

I. 海… II. ①沈…②施… III. 海洋生态学-高等学校-教材
IV. Q178.53

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2001)第 075324 号

责任编辑:胡华强 韩学哲/责任校对:陈玉凤

责任印制:刘士平/封面设计:高海英

科学出版社 出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

陈海印刷有限责任公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

1990年4月厦门大学出版社第一版

2002年1月第二版 开本:720×1000 1/16

2003年2月第二次印刷 印张:28 3/4

印数:3 001—5 500 字数:515 000

定价:38.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换(环伟))

前 言

生态学在传统意义上是生物科学的一门分支学科,研究生物与环境的相互关系,但是现代生态学已经发展成为一门与人类生存及持续发展密切相关的综合性学科。海洋生态学是生态学按环境划分的生态学分支学科,是海洋科学的重要组成部分,也是一门发展极为迅速的前沿学科,因此,与海洋科学有关的高等院校陆续开设海洋生态学课程。

本书第一版由厦门大学出版社于1990年出版,并于1996年修订补充,先后在厦门大学 and 国内有关院校使用过。随着海洋生态学的迅速发展,有必要对原有各章内容做相应的修改与补充。由于本书以生态系统生态学为主线,因此第二版首先单独一章介绍生态系统的基本概念,然后依次介绍海洋环境特征、海洋生物生态类群、海洋生态因子以及种群、种间关系和生物群落等有关海洋生态系统的基本组成、结构及动态的内容。在海洋初级生产力、能流、分解作用与生物地化循环等有关海洋生态系统功能的章节中,除了补充微型生物食物环的内容外,还增加了简化食物网与营养层次关键种团、粒径谱和生物量谱的概念与应用的内容,补充了硫循环一节并联系全球气候变化的问题加以讨论。海洋渔业资源科学管理一章增加了大海洋生态系统管理的理论基础——海洋生态系统动力学一节。第二版还增加了一章(第十三章)有关海洋生物多样性保护的内容。此外,对第一版各章中较为次要的内容进行了删节,以避免第二版的篇幅过多。

厦门大学海洋生态学教学组同仁郭丰、黄凌风博士对本书第二版修订给予了大力帮助,没有他们的支持,本书的修订任务是难以如期完成的。

由于编者水平有限,书中一定存在不少缺点、错误,谨请各位专家和广大读者批评、指正。

沈国英

2001年6月于厦门大学

一、

二、

三、

四、

五、

六、

七、

八、

九、

十、

十一、

十二、

十三、

十四、

十五、

十六、

十七、

十八、

十九、

二十、

二十一、

二十二、

目 录

绪 论	(1)
一、生态学的定义、研究对象和研究意义	(1)
二、海洋生态学的研究进展	(6)
第一章 生态系统概述	(12)
第一节 生态系统的组成结构与功能	(12)
一、什么叫生态系统	(12)
二、生态系统的基本组成成分	(13)
三、生态系统的营养结构和空间结构	(14)
四、生态系统能量流动和物质循环的基本过程	(16)
五、生态系统的自校稳态和生态平衡	(20)
六、生态系统的主要类型	(22)
第二节 生态系统的形成、进化与 Gaia 假说	(24)
一、生命起源与生态系统的形成与进化	(24)
二、Gaia 假说——地球自我调节理论	(28)
第二章 海洋环境与海洋生物生态类群	(32)
第一节 海洋环境	(32)
一、海洋环境的基本特征	(32)
二、海水某些物理特性的生态学意义	(32)
三、海洋环境的主要分区	(33)
四、海洋沉积物	(35)
第二节 海洋生物的生态类群	(37)
一、浮游生物	(37)
二、游泳生物	(47)
三、底栖生物	(53)
第三章 海洋非生物生态因子及其生态作用	(64)
第一节 生态因子作用的一般规律	(64)
一、环境与生态因子	(64)
二、限制因子的原理	(65)
三、生物与环境的辩证统一	(68)

第二节 光照	(69)
一、光在海洋中的垂直分布和水平分布	(69)
二、光照强度与藻类光合作用速率的关系	(71)
三、光与海洋生物的分布及动物的趋光行为	(72)
四、海洋生物的发光现象	(74)
第三节 温度	(75)
一、海洋水温分布	(75)
二、海洋生物对温度的耐受限度及海洋生物的地理分布	(77)
三、温度对新陈代谢和发育生长的影响	(79)
第四节 盐度	(81)
一、海水的盐度与分布	(81)
二、盐度对海洋生物的影响	(82)
第五节 表层流	(84)
一、大洋表层的环流	(84)
二、海流的生态作用	(86)
第六节 溶解气体	(88)
一、溶解氧	(88)
二、二氧化碳和 pH 值	(89)
三、氮	(91)
第四章 生态系统中的生物种群	(95)
第一节 种群的概念与种群统计学基本参数	(95)
一、种群的概念	(95)
二、种群密度与阿利氏规律	(96)
三、种群的年龄结构和性比	(99)
四、出生率和死亡率	(101)
五、种群内禀增长率	(104)
第二节 种群的数量变动与生态对策	(106)
一、种群增长的数学模型	(106)
二、自然种群的数量变动	(110)
三、r 选择和 K 选择	(114)
四、影响种群数量的因素和种群调节	(117)
第三节 种群的衰退与灭绝	(121)
一、种群的建立和种群的衰退与灭绝	(121)
二、导致种群灭绝的内在机制	(123)

三、灭绝旋涡	(124)
第五章 海洋生物群落中的种间关系	(128)
第一节 种间食物关系	(128)
一、海洋动物摄食的基本类型和食性分化	(128)
二、捕食者和被食者的辩证关系	(130)
三、洛特卡-沃尔泰勒(Votka-Voterra)的捕食模型	(131)
四、食物联系的生态学意义	(132)
第二节 种间竞争和生态位理论	(133)
一、种间竞争	(133)
二、生态位基本理论	(135)
第三节 共生关系	(140)
一、共生现象的类别	(140)
二、藻类-藻类之间的共生关系	(141)
三、藻类-动物之间的共生关系	(142)
四、动物-动物之间的共生关系	(144)
五、生物之间的生化相互关系	(147)
第六章 生物群落的组成、结构和生态演替	(153)
第一节 生物群落的概念	(153)
一、生物群落的定义及特征	(153)
二、群落的划分	(155)
三、平行群落与生态等值	(157)
第二节 群落的结构	(158)
一、群落物种多样性	(158)
二、群落的空间结构	(164)
三、群落结构的季节动态	(165)
四、群落交错区与边缘效应	(167)
第三节 形成群落结构的一些影响因素	(168)
一、捕食作用对群落结构的影响	(168)
二、关键种对群落结构的影响	(169)
三、竞争对群落结构的影响	(170)
四、空间异质性对群落结构的影响	(171)
五、干扰对群落结构的影响	(172)
六、岛屿与群落结构	(173)
第四节 群落的生态演替	(174)

一、生态演替及演替的类型	(174)
二、顶极群落和波动状稳定	(177)
三、水生生物群落的生态演替举例	(178)
四、演替过程群落结构与机能的变化	(183)
第七章 海洋初级生产力	(189)
第一节 海洋生物生产及初级生产力的测定方法	(189)
一、生物生产力的有关概念	(189)
二、初级生产过程的基本化学反应	(191)
三、海洋初级生产力的测定方法	(192)
第二节 影响海洋初级生产力的因素	(194)
一、光	(195)
二、营养盐	(197)
三、铁	(199)
四、温度	(201)
五、垂直混合和临界深度	(202)
六、牧食作用	(204)
第三节 海洋初级生产力的分布	(205)
一、不同纬度海区初级生产力的季节分布	(205)
二、不同水文特征海域的初级生产力	(207)
三、近岸水域的初级生产力	(208)
四、全世界海洋初级生产力的估计	(209)
五、海洋大型底栖植物的产量	(212)
第四节 海洋新生产力	(213)
一、新生产力的概念和研究方法	(213)
二、海洋新生产力的估计	(217)
三、新生产力与营养盐供应特征的关系	(219)
四、新生产力水平与浮游生物的粒径组成及营养循环特征的关系	(221)
五、新生产力的研究意义	(223)
第八章 海洋生态系统的能流及次级生产力	(230)
第一节 海洋食物链、营养级和生态效率	(230)
一、海洋牧食食物链与碎屑食物链	(230)
二、营养级与生态效率	(233)
第二节 海洋食物网及能流分析	(238)
一、简化食物网与营养层次关键种	(238)

二、海洋生态系统能流分析举例	(242)
第三节 海洋各类动物次级产量估计	(248)
一、海洋动物的生物量与生产力	(248)
二、影响动物种群产量的因素	(251)
三、动物种群产量的测定方法	(253)
第四节 粒径谱、生物量谱的概念及其在海洋生态系统能流研究中的应用	(260)
一、粒径谱、生物量谱的概念	(260)
二、粒径谱、生物量谱概念在海洋生态系统能流研究中的应用	(262)
第五节 海洋微型生物食物环	(263)
一、海洋微型生物食物环的组成和基本结构	(263)
二、微型生物食物环中各类生物的生物量与生产力	(266)
三、微型生物食物环在海洋生态系统能流、物流中的重要作用	(268)
第九章 海洋生态系统的分解作用与生物地化循环	(274)
第一节 海洋生态系统的分解作用	(274)
一、有机物质的分解作用及其意义	(274)
二、主要分解者生物类别	(276)
第二节 海洋水层有机颗粒物的沉降与分解	(279)
一、水层中颗粒有机物的沉降与分布	(279)
二、海洋水层营养盐再生效率	(280)
第三节 沉积环境中有机物质的分解和营养盐再生	(283)
一、底栖-水层系统耦合	(283)
二、海洋沉积物及其栖息生物的垂直结构	(284)
三、沉积物中有机物质的分解作用和营养物质循环特征	(285)
第四节 碳循环和海洋生物泵	(287)
一、碳的生物地球化学循环	(287)
二、海洋生物泵对海洋吸收大气 CO ₂ 的作用	(289)
第五节 营养物质循环	(292)
一、氮循环	(292)
二、磷循环	(295)
三、硫循环	(300)
第十章 海洋主要生态系统类型	(306)
第一节 沿岸、浅海生态系统概述	(306)
一、环境特征	(306)

二、生物群落的特点	(307)
第二节 岩岸潮间带和大型海藻场	(310)
一、岩岸潮间带	(310)
二、大型海藻场	(313)
第三节 沙滩	(317)
一、环境特征	(317)
二、生物组成	(317)
第四节 河口、盐沼和海草场	(320)
一、河口区环境概述	(320)
二、盐沼	(325)
三、海草场	(327)
第五节 红树林沼泽	(329)
一、生境特征及红树的适应机制	(329)
二、红树林种类的演替特点	(331)
三、红树林生物群落及生产力	(332)
四、保护红树林生态系统的重要意义	(334)
第六节 珊瑚礁	(335)
一、珊瑚礁的分布及其生境特征	(335)
二、珊瑚礁的类型和环礁的形成	(336)
三、珊瑚-藻类共生关系及其意义	(337)
四、珊瑚礁生物群落多样性	(338)
五、生产力与能流特点	(340)
第七节 近岸上升流区	(340)
一、上升流及上升流区生态特征概述	(340)
二、上升流形成与消长过程及上升流区理化要素特征	(341)
三、生物群落组成的特征	(343)
四、生产力与能流特点	(344)
第八节 深海区	(345)
一、概述	(345)
二、深海底栖动物的多样性	(347)
三、深海底栖动物的生物量	(349)
四、深海底栖动物的食物源和产量	(350)
第九节 热液口区与冷渗口区	(353)
一、海洋中的独特生态类型	(353)

二、化学合成生产	(354)
三、热液口特殊的动物组成	(354)
四、热液口环境特征及生态学研究意义	(356)
第十一章 海洋渔业资源的科学管理	(360)
第一节 传统的渔业资源管理模式	(360)
一、持续产量和最大持续产量的原理	(360)
二、持续产量模型	(363)
三、动态库模型	(365)
四、传统渔业资源管理模式的局限性	(372)
第二节 大海洋生态系的管理	(373)
一、大海洋生态系的内涵	(373)
二、大海洋生态系的管理目标与实践	(375)
三、生态系统动力学研究	(376)
第三节 海洋水产生产农牧化	(378)
一、海洋农牧化生产的内容与理论依据	(378)
二、海洋水产生产农牧化的实践	(379)
第十二章 海洋污染和赤潮现象	(384)
第一节 海洋污染概述	(384)
一、海洋污染和污染物质的迁移与转化	(384)
二、海洋污染的生物学效应和生物监测	(389)
第二节 赤潮现象	(394)
一、赤潮和赤潮生物	(394)
二、赤潮发生的原因和基本过程	(398)
三、潮间带内湾围垦养殖区的赤潮现象	(401)
四、赤潮的预测预报和防治对策	(404)
第十三章 保护海洋生物多样性	(410)
第一节 生物多样性的概念及其与人类的关系	(410)
一、生物多样性的定义和内涵	(410)
二、海洋生物多样性与人类的关系	(414)
第二节 海洋生物多样性面临的威胁	(417)
一、海洋生物资源的过度利用	(417)
二、人类活动对海洋自然环境的破坏	(420)
三、生物入侵	(422)
四、全球气候变化对海洋生物多样性的潜在威胁	(425)

第三节 保护海洋生物多样性的原则与途径·····	(427)
一、保护现存海洋生物多样性 ·····	(427)
二、退化生态系统和恢复生态学·····	(431)
参考文献·····	(436)

绪 论

一、生态学的定义、研究对象和研究意义

(一) 定 义

生态学(ecology)一词是德国生物学家 Haeckel 于 1869 年首先提出来的。“ecology”来源于希腊文的两个词根 oikos 和 logos,前者表示住所或栖息地,后者表示学问,因此生态学的一般定义是:研究生物有机体与其栖息地环境之间相互关系的科学。

随着生态学的发展,一些生态学家认为上述定义过于广泛并提出自己的看法。例如,1945 年原苏联生态学家 Кашкаров 认为生态学研究生物的形态、生理和行为上的适应性。随后一些学者则强调生态学主要是研究种群动态的科学。例如,1954 年澳大利亚的 Andrewartha 给生态学下的定义是:研究有机体的分布和多度的科学,其中心是强调种群的动态,反映了生态学的研究重心由研究生物的形态、生理和行为上的适应性转向研究种群动态的种群生态学。1971 年美国著名生态学家 Odum 认为,由于生态学特别注意到生物群体的生物学以及在陆地、海洋和淡水中的功能过程,应该把生态学定义为研究生态系统的结构与功能的科学。我国学者马世骏提出生态学是研究生命系统和环境系统相互关系的科学,强调必须把生物看成是有一定结构和调节功能的生命系统,把环境看成是诸要素相互作用组成的一个环境系统。1992 年德国生态学家 Lieth 把生态学概括为“人类生存的科学”。由此可见,不同学者对生态学下的定义实际上反映了生态学发展史中不同阶段的研究重点的差异。不过,“生态学是研究生物有机体与其栖息地环境之间相互关系的科学”这一定义仍被各种教科书广泛采用。

应当指出,随着人口增长和生产活动增强对环境与资源造成极大的压力,人类迫切需要以生态学原则来调整人与自然、资源以及环境的关系,必须在发展经济和保护生存环境之间得到协调和持续发展。因此,很多学者认为现代生态学发展至今已不仅是生物科学中揭示生物与环境相互关系的一门分支学科,而是已经成为指导人类行为准则的一门学科,生态学可定义为:“研究生物生存条件、生物及其群体与环境相互作用的过程及其规律的科学;其目的是指

导人与生物圈(即自然、资源与环境)的协调发展。”(国家自然科学基金委员会 1997)

(二) 研究对象与研究内容

Odum(1971)用组织层次(level of organization)或称为“生物学谱”(biological spectrum)的概念来表示生态学的研究对象(图 0.1)。每个组织层次和其环境的相互作用(物质和能量)组成了其独有的功能系统。虽然多数生态学家认为生态学是涉及谱的右侧部分,即个体以上的系统层次,但是微观生态学方面的研究也已引起人们的高度重视。

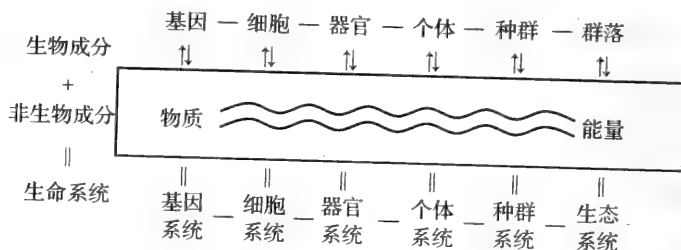


图 0.1 组织层次的谱(仿 Odum 1971)

1. 个体生态学(autecology)

以生物个体为研究对象,探讨生物与环境之间的关系,特别是生物体对环境的适应性及其机制。它可以通过控制条件下的实验研究,检验生物体对各种环境因子的要求、耐受和适应范围。个体生态学的核心是生理生态学,在现代生态学理论和应用实践中仍占有重要位置。

2. 种群生态学(population ecology)

研究栖息于同一地区同种生物个体的集合体所具有的特性,包括种群的年龄组成、性比例、数量变动与调节等及其与环境的关系。研究种群生态学对保护和合理利用生物资源以及防治有害生物具有特别重要的意义。

3. 群落生态学(community ecology)

群落生态学研究栖息于同一地域中所有种群集合体的组合特点、它们之间及其与环境之间的相互关系、群落的形成与发展,等等。20 世纪 70 年代以

后,群落生态学有明显的发展,表现为由描述群落结构进而探讨群落结构形成及变化的机制。群落生态学对保护自然环境和生物多样性有重要指导意义。

4. 生态系统生态学(ecosystem ecology)

生态系统是生物群落与其栖息环境相互作用所构成的自然整体。生态系统包括生产者、消费者和分解者以及它们周围的非生物环境,是生态学研究的基本单位。生态系统生态学主要研究生态系统的能量流动、物质循环和信息传递及其稳态调节机制,这是现代生态学的主流与核心。以具有相互作用的生态系统的聚合所组成的景观层次单位作为研究对象称为景观生态学(landscape ecology),它是生态系统研究向全球生态研究发展的重要中间层次。

5. 生物圈生态学(biosphere ecology)

生物圈(biosphere)或称生态圈(ecosphere),是地球上最大的、接近自我维持的生态系统,是地球上全部生物及与之发生相互作用的物理环境的总和。其范围大体上包括大气圈的下层、岩石圈的上层以及整个水圈和土圈。地球上所有生命都在这个“薄层”里生活,故称生物圈。世界各国已相继联合开展有关生物圈的研究[例如“人与生物圈”(Man and Biosphere, MAB)计划等]。当前生物圈生态学主要研究生命必需元素和重要污染物在大气、海洋、陆地之间的生物地球化学循环、海-气交换过程、陆-海相互作用以及火山活动及太阳黑子活动、核污染对地球影响及其在全球变化中的作用等,出现所谓生物圈生态学或全球生态学(global ecology)的概念。当然,它是一个多学科、多部门配合的综合性研究,也是尚未充分研究的最高组织层次的生态学。

Odum(1971)指出,从互相依存、互相作用和生存的观点看,上述组织层次的“谱”不可能有明显的断裂,而且每个层次都有自己的特点。另一方面,下一个较低层次的知识只能部分地说明上一个层次的特性,但不能预测后者的所有特性。正如我们只知道氢和氧的性质却不能推测水的性质一样,不能从各个分离的种群知识来推测生态系统的特性。因此,我们既要研究森林(整体),又要研究树木(部分),Fiebleman 把这个重要法则称为“整合层次的理论”(theory of integrative levels)。

(三) 生态学的分支学科和交叉学科

随着生态学的发展,出现越来越多的分支学科和交叉学科:

按照环境或栖息地的类型分为淡水生态学(freshwater ecology)、海洋生

态学(marine ecology)和陆地生态学(terrestrial ecology)。实际上还可将它们划分为更小范围的生态学,例如,陆地生态学可再划分为森林生态学、荒漠生态学和草地生态学,等等。海洋生态学也可以再划分为潮间带生态学、浅海生态学、上升流区生态学、深海生态学,等等。以上按环境划分的生态学分支学科虽然它们的基本原理相同,但不同环境中生物的种类组成、研究的方法却有很大差别。

还有按分类学系统划分的生态学,如动物生态学(animal ecology)、植物生态学(plant ecology)和微生物生态学(microbial ecology)等等。生物的门类很多,所以还可以将它们划分为更小的单位,如动物生态学还可分为昆虫生态学、鸟类生态学、鱼类生态学、兽类生态学,等等。

生态学的理论与资源、环境和人口等实际联系,产生了应用生态学(applied ecology),它是研究人对生物圈的破坏机制及自然资源合理利用原则的科学,也有人把它的内容扩大至“生态学中一切与人类实际利益有某种关系的各个方面”。应用生态学运用生态学理论成果,沿着生态学发展的轨迹进行,其焦点集中于以可持续发展的概念来对待人口、资源、环境问题,同时,应用生态学的发展也是推动生态学理论与基础研究的动力。目前,应用生态学已发展成为独立的生态学分支学科,诸如资源生态学(resource ecology)、污染生态学(pollution ecology)、农业生态学(agroecology)和渔业生态学(fishery ecology)等等。

此外,生态学与其他学科相互渗透,形成一系列的边缘学科,如化学生态学(chemical ecology)、数学生态学(mathematical ecology)和经济生态学(economical ecology),等等。这些交叉学科对推动生态学的发展具有重要意义。例如,化学生态学关于生物之间(包括同种与不同种个体之间)的生化关系(特别是外代谢产物的作用)的研究,对阐明生物之间一些相互关系的机理有重要意义。数学生态学应用数学模型,通过计算机运算,可以模拟复杂多变的自然界,了解各组分之间的定量关系和预测整个系统的发展。当前生态学通过与其他学科的渗透已形成一個庞大的学科体系。

(四) 生态学的研究意义

20世纪60年代以来,生态学以前所未有的速度发展,这是与迫切需要解决关系到人类生存的人口、资源、环境等严重问题有关。第二次世界大战以后,科学技术的进步和工业化生产的迅速发展,既给人类带来幸福与进步,同时也带来环境不断被破坏,资源(特别是可再生资源)日益衰竭的严重生态危

机。很多发展中国家人口膨胀促使人们加大对森林资源、土壤和水资源的索取,北美和欧洲等地区在 20 世纪经历的产业革命消耗了大量的资源和原料,废气、废水和废物造成环境的严重污染,而资源的过度消耗是导致环境退化的主要因素,使全球环境和生态系统失衡。有些问题已经是超越国界的全球性问题,包括全球气候变化、温室效应、酸雨以及热带雨林的破坏、沙漠化的迅速扩展,等等。这些生态危机都是人类活动造成的。人类曾一度自诩为主宰地球的力量,但无数事实说明,如果不按生态规律办事,就不能逃脱作为其生存环境的地球的种种变化对人类本身前途的影响。从无数的教训中,人们开始认识到地球的环境是脆弱的,各种资源也不是取之不尽的;当环境被破坏、资源被过度利用以后是很难恢复的。正如恩格斯早就告诫的:“我们不要过分陶醉于我们对自然的胜利,对于每一次的胜利,自然界都报复了我们。每一次胜利在第一步都确实取得了我们预期的结果,但是在第二步和第三步都有了完全不同的出乎意料的影响,常常把第一个结果给取消了。”人们也逐渐认识到,必须依赖于生态学原理和方法才能使维护人类赖以生存的环境和持续利用各种资源成为可能。例如,当人们树立了生态学的整体观(生物与生物、生物与环境之间是相互依存、相互制约的统一整体是生态学的首要原理)以及掌握了生态演替规律和生态平衡理论,就会自觉地遵守生态学原理开发利用环境和生物资源,避免出现破坏环境和掠夺生物资源的后果。同样,如果人们掌握了种群数量变动规律和自然种群的生态对策,就能合理利用生物资源以及避免物种的大量灭绝。再如全球气候变化问题,通过生态学研究,人们将对温室效应加速全球气候变化的严重生态后果有进一步了解,并且可从碳的生物地球化学循环过程和海洋对大气二氧化碳(CO₂)含量的生态调节机制探讨海洋调节大气 CO₂ 的潜力和途径。

应当指出,解决人类面临的生态危机在科学上并不仅仅取决于生态学的发展,同时还需要其他自然科学、社会科学的发展,特别是政府管理部门的决策。但是,生态学起着核心的作用和具有特殊的意义,这是生态学本身的性质所决定的。可以说,生态学是一门“基础性强、研究范围广、学科间渗透面大、应用范围宽的正在蓬勃发展的前沿学科”。

(五) 生态学的发展趋势与重点研究领域

随着人口增长和工农业生产的发展,全球出现越来越多的生态危机,人类活动已经达到可以影响生物圈生态平衡的程度。因此,现代生态学已不仅是通常意义上的研究生物与环境之间的关系,而是必须运用生态学原理,探讨人

与环境的协调关系和对策,以达到可持续发展的生物圈的目的,这是现代生态学发展的明显趋势。

1991年,世界自然保护同盟、联合国环境规划署和世界野生生物基金会共同发表《保护地球:持续生存策略》,把可持续发展(sustainable development)定义为“在生存与不超过维持生态系统承载力的情况下,改善人类的生活质量”,指出“发展不应以其他集团或后代为代价,也不应危及其他物种的生存”。

由于生态学面临一些亟待解决的全球性生态问题,因此,生态学的发展有围绕某一重大课题,组织全球性跨国联合研究的趋势。例如,1964年开始进行的《国际生物学计划》(International Biological Programme, IBP),主要研究自然生态系统结构、功能和生产力。1972年由联合国科教文组织正式通过的《人与生物圈计划》(Man and the Biosphere Programme, MAB),主要研究人类各种活动对生物圈各类生态系统的影响。1986年的《国际地圈-生物圈计划》(International Geosphere-Biosphere Programme, IGBP),目的在于了解控制整个地球生态系统的物理、化学和生物学作用过程。

美国生态学会于1991年发表了可持续的生物圈动议(sustainable biosphere initiative)的报告,提出以下三个方面是优先研究的领域:①全球变化(global change),包括气候、大气、陆地和水域变化的生态学原因和后果;②生物多样性(biodiversity),决定生物多样性的生态因子和生态学意义,全球性和区域性变化对生物多样性的影响;③可持续的生态系统(sustainable ecosystem),探讨可持续生态系统的生态学原理和策略以及受损生态系统的恢复与重建的原理和技术。以上三个优先研究领域实际上阐明了生态学优先发展的领域和当前急需解决的问题。

二、海洋生态学的研究进展

自古以来,人类就因捕鱼、晒盐、航海等活动与海洋发生联系,逐步了解一些海洋生物与海洋环境的关系。但是,海洋生态学作为一门系统的学科历史较短。18世纪初,一些科学家开始进行零星的海洋调查。英国的Forbs用底拖网采集并观察底栖生物,提出海洋生物垂直分布的分带现象:潮间带(littoral zone)、昆布带(laminarian zone)、珊瑚藻带(coralline algae zone)以及深海珊瑚带(deep sea coral zone),被称为海洋生态学的奠基人。以后西欧各海洋国家相继进行多次大范围的海洋生物调查。在各国派遣的海洋远征队中,最有代表性的是英国的“挑战者号”(Challenger)于1872~1876年的调查。这次调查航程近70 000 n mile,涉及三大洋的主要部分,发现了大量新的种、属,初步

分析了海洋生物与海洋环境的关系(主要是与生物分布有关的环境特征)。调查结果经过 20 年的整理,编写成 50 本“挑战者号远征队报告”。此外,生态学的一些概念、术语也陆续被提出来。例如 1887 年 Hensen 首先使用了“浮游生物”(plankton)一词,1891 年德国 Haeckel 首先提出“底栖生物”(benthos)和“游泳生物”(nekton)两个名词,这是迄今仍继续沿用的海洋生物三大生态类群。与此同时,一些滨海国家相继建立最早的海洋研究机构,对学科初期的发展作出贡献。1859 年出版的《欧洲海的自然史》一书被认为是海洋生态学的第一部著作。总之,18 世纪末至 19 世纪末是海洋生态学发展的初始阶段。

20 世纪初至 50 年代可以认为是海洋生态学发展的第二阶段,这个时期海洋生态学发展的主要特点之一是在大量定性研究的基础上开展定量研究。例如,Hensen 和丹麦的 Peterson 分别对浮游生物和底栖生物的数量分布、群落组成及其与环境的关系进行了较深入的研究。在游泳生物方面,对一些经济鱼类的种群生态(包括分布、洄游和数量变化规律等)以及人类捕捞对种群的影响进行了很多研究,为渔业资源的合理开发利用积累了很多有价值的资料,并提出了剩余生产力理论和最适渔获量理论等。与此同时,欧洲各国继续开展各种类型的海洋调查,在调查船只、测量仪器和调查方法上都不断改进,扩大了海洋调查的规模,提高了海洋调查的质量。例如,20 世纪 50 年代丹麦的“铠甲虾号”和前苏联的“勇士号”通过调查获得大量的深海资料,证明在 10 000 m 深的深海沟都有生物生存,这一发现促进了深海生态的研究。

20 世纪 60 年代以来,随着工农业的发展,海洋也同样面临着前所未有的压力,包括过度利用海洋生物资源,沿海城市大量污染物倾泻入海以及人为对海洋环境造成的严重破坏,等等。人类尚未充分认识的海洋也处在危急之中,这种局面推动着海洋生态学的迅速发展,海洋生态学围绕着全球面临的重大生态课题进行了空前规模的调查研究。例如,《国际地圈-生物圈计划》直接与海洋有关的就有:①全球海洋通量联合研究(JGOFS);②沿岸带陆海相互作用研究(LOICZ);③全球海洋真光层研究(GOEZS);④全球海洋生态系统动力学研究(GLOBEC)等。除了国际性的生态学研究网络外,还有跨国区域性研究网络以及国家研究网络等,它们之间相互联系,最终形成一个研究整体。

海洋生态学本身的发展则越来越需要通过生物学、化学、水文学及其他海洋学的多学科配合研究才得以实现。例如,海洋中碳及生源要素的海洋通量变化的研究要揭示碳体系及生源要素的通量变化过程,估计它们在大气、真光层及海底各界面交换及时空变化规律,了解碳各种形态间相互转化的生物、化学过程,在海洋中停留时间,生物利用能力,食物链传递结构及生物地球化学循环速率等。由此可见,碳体系和生源要素通量本身就包含有生物的、化学

的、物理水文的各种过程的相互作用,只有通过跨学科的综合研究才能真正揭示其规律和机制。因此,现代海洋生态学发展越来越重视多学科的综合研究,当然也包括高新技术(如遥感、深潜和各种自动化仪器)的开发应用。

四十多年来,海洋生态学研究已取得很多重大的研究进展,兹就海洋生态系统生态学方面的重大研究成果列举如下:

1. 海洋初级生产力总量的研究

自丹麦科学家 Steemann-Nielsen 将 ^{14}C 示踪技术应用于测定海洋初级生产力以后,各国相继进行了大规模的海洋初级生产力调查。至 20 世纪 70 年代初,对世界海洋浮游植物生产力估计、区域分布和影响因素已有相当的了解。其研究成果不仅为海洋生态系统能流和物质流的定量研究打下了基础,而且也为估计人类可能利用的海洋生物资源的潜力提供了重要参考依据。近 20 年来,随着调查研究的深入进行,特别是对过去 ^{14}C 法测定海洋初级生产力时被忽略的、由浮游植物细胞释出的初级生产产品——可溶性有机碳的数量和作用进行大量研究。由于这些光合作用产物可通过异养细菌的二次生产,将溶解有机碳转化为颗粒有机碳进入食物链,从而普遍认为海洋实际年初级生产力水平接近 $40 \times 10^9 \text{ t 碳(C)}$,比以前的估计高出约 70% (见第七章)。

2. 微型和超微型浮游生物研究

近 20 年来,由于海洋微生物观测和实验技术的发展,发现了许多过去用普通显微镜难以观察到的微细生物,同时对它们的分类、生理生态、营养行为、摄食关系等方面进行了空前深入的研究。其中特别引人注意的是原核自养生物中蓝细菌的 *Synechococcus* 属(细胞 $0.5 \sim 1.5 \mu\text{m}$)和原绿藻属 *Prochlorococcus* ($0.4 \sim 0.8 \mu\text{m}$),它们在海洋中数量大、生物量循环快、能量转换效率高,对海洋初级生产有重要贡献(见第二、七、八章)。

3. 海洋新生产力研究

Dugdale 和 Goering (1967) 提出“新生产力”的概念,认为初级生产力包括再生生产力和新生产力两部分,前者是由真光层中再循环的 N 支持的生产力,后者是由真光层之外提供的 N 支持的生产力。随后对很多海区的新生产力及其在初级生产力中的比例(即所谓 f 比)的差异与不同海域理化环境、生产者和消费者组成以及食物网结构特征的关系进行了不少研究,推动了海洋生态系统能流和物质流的研究向纵深发展,而且与营养物质在不同海洋界面的通量研究紧密联系起来。由于新生产力的水平很大程度上代表了海洋的净

固碳能力,而后者又反映了海洋对大气 CO_2 进而对全球气候变化(特别是温室效应)的调节能力,因而有关海洋新生产力、不同界面物质通量的研究已成为当今海洋科学研究的前沿领域(见第七章)。

4. 海洋生态系统食物链、食物网的研究

20 世纪 60 年代以后,对不同类型海洋生态系统的能流特征进行了大量调查研究。Ryther(1969)提出大洋食物链、沿岸(大陆架)食物链和上升流区食物链三种水层食物链类型并估计它们的生态效率,推动了海洋生态系统能流的研究。由于海洋食物网结构是非常复杂的,根据食物网研究能流时遇到很大困难,Steele(1974)首先总结以往食物网的研究结果,提出简化食物网的研究方法,即以占有相似生态位的功能类群为基本环节来研究食物链、食物网能流途径。这个方法在海洋生态系统动力学研究中已被广泛采用,从而使海洋生态系统的能流研究更加切实可行。同时,在食物网研究中,人们发现如果将海洋中的生物,从微生物、单细胞藻类到浮游动物、鱼类都视为“颗粒”,并按一定粒径级联结起来,就可得到一个有规律的生物粒径谱或生物量谱。随着各种颗粒计数器的研制与使用,粒径谱的概念大大方便了食物网能流结构及其动态变化规律的研究(见第八章)。

5. 海洋微型生物食物环研究

海洋生态系统能流研究中另一主要的进展是微型生物食物环(microbial food loop)的发现。现已证实,海洋异养微生物既是分解者,也是生产者,海水中大量可溶性有机物经由细菌、原生动物摄食、吸收、传递再被其他后生动物所利用,同时也发现微型生物食物环在海洋生态系统的物质循环中具有重要的作用。因此,海洋生态系统的能流除经典的牧食食物链、碎屑食物链外,还存在着可溶性有机物(DOM)→细菌和真菌→原生动物→后生动物的微型生物食物环,它们的相互联系是当前海洋生态系统结构功能的主要研究内容之一(见第八章)。

6. 大海洋生态系统的研究

近 30 年来,近海渔业资源普遍存在利用过度的问题,渔业资源结构发生很大变化。海洋生物资源(主要是一些经济鱼类)开发利用的研究由过去偏重于单个种类的研究向多种资源和系统水平的研究和管理方向发展。1984 年 Sherman 和 Alexander 提出“大海洋生态系”的概念,着重研究海洋中一个较大海域($200\,000\text{ km}^2$ 以上,包括近岸到陆架和近海流系的外边缘水域)的生态系

特征及变化机制以及资源保护和管理,目的在于通过国际间协调和综合管理,以达到持续利用海洋生物资源和保护海洋环境的稳定性,这是在持续利用海洋生物资源研究方面的最新进展。目前全球已确认的大海洋生态系有 50 个,其中有些已在开展调查研究工作(包括黄海、东海大海洋生态系)(见第十一章)。

7. 全球海洋生态系统动力学研究

20 世纪 80 年代后期,在全球变化研究中,美国科学家首先提出探索全球变化对海洋动物种群的丰度、多样性和产量的影响以及海洋物理过程与生物过程相互作用的重要意义,随后全球海洋生态系统动力学研究就成为全球变化研究中的重要内容。目前正在研究多尺度的物理环境过程如何引起大尺度海洋生态系统的变化、营养动力学通道及其变化和营养质量在食物网中的作用、全球变化对种群动态的影响以及海洋生态系统变化对全球系统的影响。研究的总目标是了解全球海洋生态系统及其主要亚系统的结构和功能以及它们对物理压力的响应,以便预测海洋生态系统对全球变化的响应(见第十一章)。

8. 生物泵及海洋对大气二氧化碳含量的调节作用研究

多数科学家认为,CO₂ 是造成全球变暖的最重要“温室效应气体”。由于海洋可大量吸收大气中的 CO₂,对缓解全球出现的温室效应有重要意义,近些年来通过“全球海洋通量联合研究”,已经进行很多有关海洋-大气 CO₂ 交换的调查研究。现已明确,海洋对大气 CO₂ 净吸收主要是通过一系列称为生物泵的生物学过程来实现的,这些生物学过程包括:①海水中溶解态 CO₂ 通过光合作用转化为颗粒态;②通过食物关系由小颗粒转化为大颗粒;③沉降到海底。目前正在对海洋净吸收大气 CO₂ 的量值、各海区吸收效率以及如何提高生物泵运转效率(如人为加 Fe)开展进一步的现场调查和实验(见第九章)。

9. 热液喷口和冷渗口特殊生物群落的研究

1977 年美国深潜器“阿尔文号”(Alvin)在加拉帕戈斯群岛(Galapagos Is.)附近海底火山口周围首先发现热液喷口,这一区域海水富含硫化氢和硫酸盐,而且硫化细菌生物量很高。这些细菌以化学合成作用进行与光合作用过程不同的有机物生产,维持着一个非常特殊的、高产的生物群落,随后又在海洋中发现多处热液口。一些科学家认为热液口的环境可能类似于前寒武纪早期生命所处的环境,因而推测地球上的生命起源于热液喷口那样的条件,为

生命起源的研究提出新的内容。1984年,在墨西哥湾佛罗里达海崖基部又发现含有高浓度硫化物和甲烷的冷渗口,同样也生长着丰富的细菌和很特殊的生物群落,这些嗜硫群落被称为“海底绿洲”(见第十章)。

10. 保护海洋生物多样性的研究

生物多样性包括物种多样性、遗传多样性和生态系统多样性三个基本层次,生物多样性是人类赖以生存和可持续发展的基础。在工业化时代,由于人类对生物资源的过度利用、在建设中对环境的严重破坏以及对环境的严重污染,造成全球生物多样性的严重损害。生物多样性的现状已引起很多国家的高度重视,1971年《联合国湿地公约》在拉姆萨签署,1980年联合国有关成员国又签署了《南极海洋生物资源养护公约》。1992年以来已有170个国家签署了《生物多样性公约》。近20多年来,对海洋生物多样性的现状和被损害的程度进行了大量的调查研究工作,除了基础理论研究外,还着重分析海洋生物多样性受到威胁的各种自然和人为因素,明确人为因素是主要的。同时,积极制定相关政策和采取各种保护措施,包括建立各种类型的海洋自然保护区以及易地保护。但总的来说,海洋生物多样性仍在继续受到损害,现有的保护措施还不能缓解这种趋势(见第十三章)。

总之,几十年来,海洋生态学与其他海洋科学一样,取得了很快的发展。对于海洋生态学的这些研究前沿,在后面的相关章节将作进一步讨论。

第一章 生态系统概述

学习目的:本章扼要介绍生态系统的概念、结构与功能以及生态系统的形成与进化(后面各章内容是在此基础上展开的)。要求掌握生态系统的基本概念及其核心思想、生态系统的基本功能成分和生物生产、能量流动与物质循环的基本过程,了解维持生态稳定的机制以及生物圈主要生态系统类型,同时对生物圈的形成与进化有初步的认识。

第一节 生态系统的组成结构与功能

一、什么叫生态系统

地球上的森林、草原、湖泊、海洋等自然环境的外貌千差万别,生物的组成也各不相同,但它们有一个共同特征,即其中的生物与环境共同构成一个相互作用的整体。生态系统(ecological system, ecosystem)就是指一定时间和空间范围内,生物(一个或多个生物群落)与非生物环境通过能量流动和物质循环所形成的一个相互联系、相互作用并具有自动调节机制的自然整体。

生态系统是一个广泛的概念,其范围根据研究目的和研究对象而定。一口池塘、一个湖泊、一片草地或一片森林都可以视为一个相对独立的生态系统。从大的范围来说,生物圈是一个行星水平的巨大生态系统。空气、水、土壤和岩石维持着地球表面层里生物的生命,地球上各种生物之间,以及生物与非生物环境之间互相作用,进行着物质和能量的交换。但是,要把生物圈作为一个整体来研究,实际上是不容易的,所以通常把生物圈的各个部分划分为不同的生态系统类型来研究。每个生态系统都占据一定的空间,包含有相互作用的生物和非生物成分,通过能量流和物质流构成具有一定结构和功能的统一体。

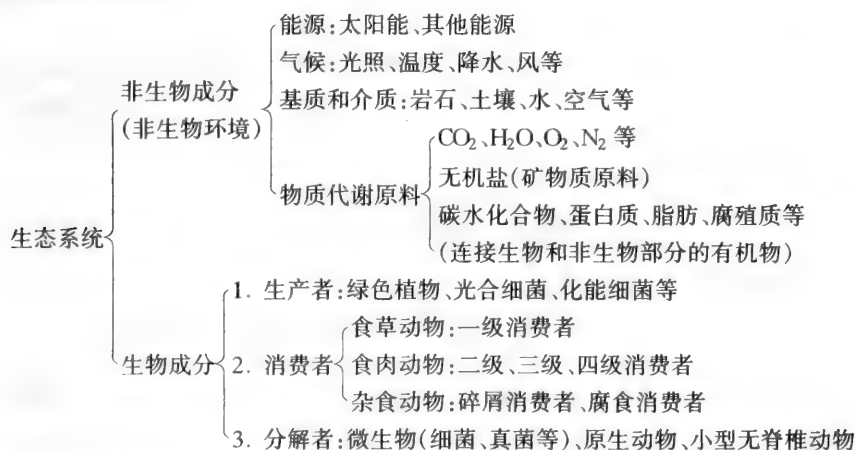
生态系统概念是英国生态学家 Tansley 于 1935 年首先提出来的,强调系统中生物和非生物组分在结构上和功能上的统一。他指出:“更基本的概念是……完整的系统,它不仅包括生物复合体,而且也包括人们称之为环境的全部物理因素的复合体。”因此,生态系统这个概念主要在于强调生物与环境的

整体性,它在生态学思想中的主要功能在于强调相互关系、相互依存和因果联系。认识这种整体性概念对于保护人类赖以生存的自然环境和合理利用自然资源等全局性重大课题有非常重要的指导意义。

生态系统概念的提出将生态学推上一个新的研究层次。随后许多生态学家对生态系统的理论和实践作出巨大贡献。例如,Thienemann 有关营养阶层的论述,Leibing 提出生态能量学的概念,Brige 和 Juday 在 20 世纪 40 年代就提有“初级生产”的思想,并提出营养动力学的概念。特别应当指出的是,美国耶鲁大学湖沼生态学家 Lindeman 在研究湖沼生态系统营养级间能量转移效率的基础上提出“十分之一定律”,为生态系统能流的定量分析奠定了基础。半个多世纪以来,生态系统的理论不断完善,并且在处理人与自然、资源、环境的关系上得到广泛的应用。

二、生态系统的基本组成成分

生态系统的基本组成可概括为非生物和生物两大部分,或者说包括非生物环境、生产者、消费者和分解者四种基本成分。不同类型的生态系统,其非生物环境和生物种类组合是不一样的,代表着各自的特点,不过它们都包含这四个基本成分。



1. 非生物成分(abiotic component)

是生态系统的生命支持系统,它是生物生活的场所,具备生物生存所必需的物质条件,也是生物能量的源泉。

2. 生物成分(biotic component)

是生态系统的主体。生态系统的生物种类繁多,通常按营养关系将它们划分为:

①生产者(producer)包括所有绿色植物,它们具有光合色素,能利用太阳能进行光合作用,将 CO_2 、 H_2O 和无机营养盐类合成碳水化合物、脂肪、蛋白质、核酸等有机物用于本身的生产,称为自养生物(autotroph)。此外,光合细菌和化能合成细菌也属自养生物。生产者制造的有机物是地球上一切生物(包括人类)的食物来源,在生态系统的能量流动和物质循环中居首要地位。

②消费者(consumer)指不能从无机物制造有机物的动物,它们直接或间接依靠生产者制造的有机物为生,所以称为异养生物(heterotroph)。食植物的消费者称为一级消费者,然后依次是二级、三级、四级消费者等,凶猛性大型食肉动物称为顶级消费者(top consumer)。消费者通过对生产者的摄食、同化、吸收过程,从而起着对初级生产者的加工和再生产的作用。同时,很多消费者通过摄食作用对其他生物种群数量起着调控的作用。

③分解者(decomposer)也属异养生物,主要包括细菌、真菌、放线菌、原生动物等微小生物,它们在生态系统中连续地进行着分解作用。微生物种类复杂,分解能力因种而异,但是,每一种天然产生的有机物都能被已经存在于自然界中的微生物所分解。

Odum(1971)年提出,不能把某些特定生物视为“分解者”,而应该把分解作用(decomposition)看成是一个过程,包含有全部生物(和非生物因素)参与的过程更为合适。

三、生态系统的营养结构和空间结构

(一) 生态系统的营养结构

生态系统的生产者与消费者以及消费者之间通过食物链连成一个整体。所谓食物链(food chain)是指生物之间通过食与被食形成一环套一环的链状营养关系,即物质和能量从植物开始,然后一级一级地转移到大型食肉动物。食物链上每一个环节称为营养阶层或营养级(trophic level)。中国有句古话叫“螳螂捕蝉、黄雀在后”,实际上说的就是一条食物链,还有一句话叫“大鱼吃小鱼、小鱼吃虾米”就是反映水域中的一条食物链。

根据食物链的起点,可将它分成两种基本食物链类型:①牧食食物链或称

植食食物链(grazing food chain),通常是从活体植物开始,然后是草食动物、一级肉食动物、二级肉食动物等;②碎屑食物链(detritus food chain)是从动植物死亡尸体分解物开始,如植物残体→蚯蚓→线虫→节肢动物或海洋中的有机碎屑→浮游动物→小鱼等。

一个生态系统往往存在许多条食物链,这是因为生物种类繁多,一种生物往往有多种食物对象,同一种生物也可被多种摄食者取食,因此一种生物不可能固定在一食物链上。生态系统中许多食物链纵横交错,形成网状营养结构,称为食物网(food web)。这样,食物网就更真实地反映生态系统内各种生物有机体之间的营养位置和相互关系。生态系统的食物网结构对保持系统的结构、功能稳定性有重要作用。

(二) 生态系统的空间结构

自然生态系统的自养成分和异养成分在空间上通常是分层的。上层的

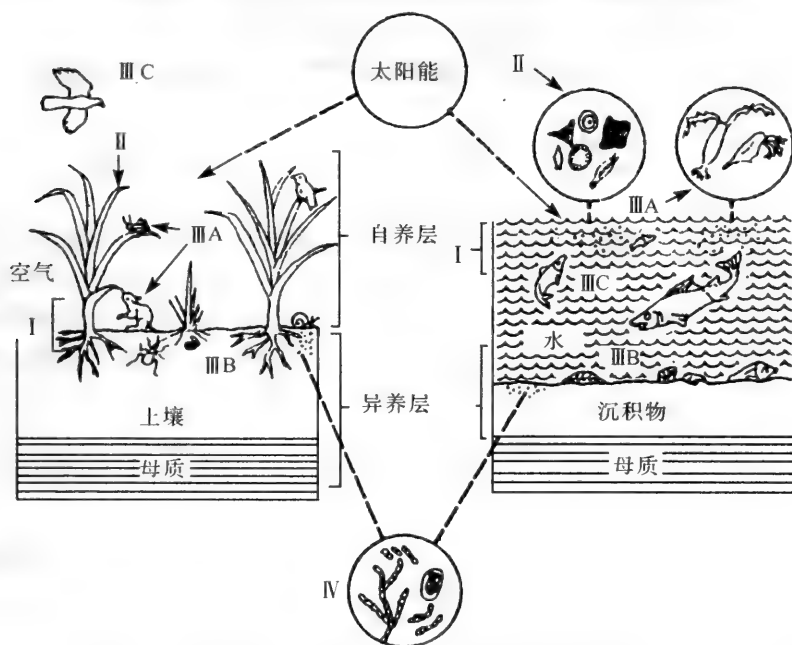


图 1.1 陆地生态系统(草地)和水域生态系统(池塘)的结构比较(引自 Odum 1989)

I. 非生物环境:太阳、水等;II. 生产者:陆地是绿色植物,水域中是浮游植物;III. 消费者:A. 陆地有蝗虫、田鼠等,水域中是浮游动物 B. 食碎屑动物,陆地土壤有无脊椎动物,水域中多为底栖无脊椎动物 C. 食肉动物(鹰或大鱼);IV. 分解者:细菌和真菌

“绿色带”自养代谢最旺盛,称为生产层;下层(陆地土壤或水域沉积物)则是光照条件很差或无光照的“褐色带”,异养代谢最为旺盛。例如,森林生态系统的光合作用主要在林冠上占优势,在乔木之下依次还有灌木、草本层和地被层等四个基本结构层次,它们适应不同的光照条件。相当部分的合成产物从生产层掉落到地面或土壤内,在这里进行异养分解作用。动物的空间分布也相应有明显的分层现象,鸟类、昆虫、兔子、老鼠、蚂蚁、蚯蚓等分布在林地的不同垂直空间。

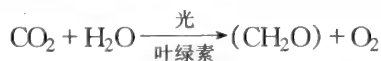
湖泊、池塘等水域生态系统也有明显的分层现象(图 1.1)。浮游植物主要在水的表层进行光合作用,浮游动物和鱼虾等生活在水中,蛤、蚌栖息于水底,而底层沉积物有大量的细菌等微生物生活。同样的,海洋生态系统的生产层仅位于光线可以透入的水层,其下方广大水体和底部沉积物中的异养代谢最为强烈。这种情况意味着与海洋巨大的立体空间相比较,植物生活的空间只限于接近海面的一薄层。另一方面,几千米的深海仍有生物生活,因此很多海洋生物群落是存在于没有植物性成分的环境中。

四、生态系统能量流动和物质循环的基本过程

(一) 生态系统的初级生产和能量流动

生物的生命活动需要能量,没有能量的流动与转化,就没有地球上的生命,也就没有生态系统了。生态系统的能源是来自太阳,光合作用固定的能量转化为化学潜能贮存在被结合的有机物分子键中,成为进入生态系统可利用的基本能源(初级生产)。这些能量在生态系统各成分间不断地流动转移,使得生态系统的各种功能得以正常运行。

光合作用的基本反应可概括表示为



从生态系统的能流过程看,食物链是把绿色植物(和某些营光合作用的细菌)固定的太阳能经过多次取食的有序环节,使一种形式的化学能转化为另一种形式化学能的过程。因此,食物链本质上是生态系统的能流途径,是绿色植物固定的能量通过生态系统不断释放所经过的途径。

生态系统中的能量流动(energy transfer)与转化是服从热力学定律的。热力学第一定律表明,能量可以从一种形态转化为另一种形态,但不能创造它,也不能消灭它,即能量守恒定律。例如,光能可以在不同情况下转化为功、

热或食物的潜能,但它一点也不会消灭。热力学第二定律表明,能量流动是非循环性的,而且由于部分能量是消散为不能利用的热能,因此没有任何能量(如光)能够百分之百有效地自然转变为潜能(如原生质)。通过光合作用进入生态系统的能量在其流动过程中不断损耗,最后全部以废能形式散发出去,达到热的动态平衡。生态系统的能量流动过程可用图 1.2 所示的基本模型来表示。

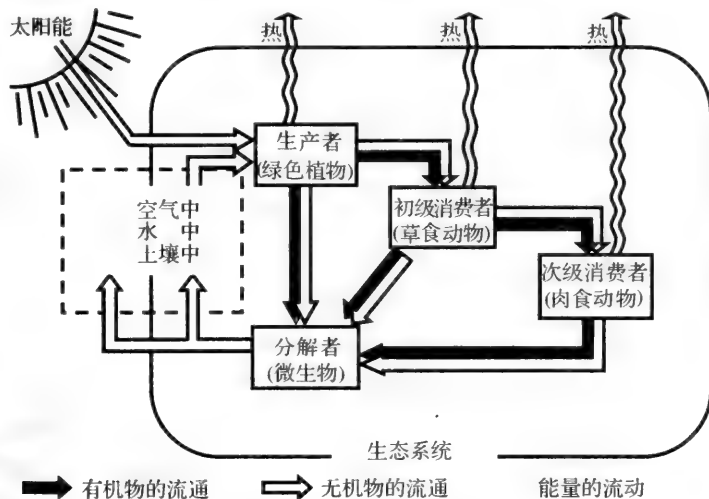


图 1.2 生态系统内部的物质循环和能量流动(引自夏伟生 1984)

植物光合作用所形成的有机物质和能量,一部分为其本身的呼吸作用所消耗,剩余的才是能够提供给下一营养级的净初级产量。植食性动物不可能把全部净初级产量都消耗掉(这部分损失的能量可能进入碎屑食物链能流),而真正被它们利用的部分(摄食量)也有一些不能被同化而形成粪块排出体外。被同化吸收的量(同化量)又有相当一部分用于机体的生命活动,转变成热能而散失,还有一部分以代谢废物(如尿液)的形式排出。其余的才是转化为植食性动物的繁殖与生长(次级产量),也就是能够提供给下一营养级利用的能量。肉食性动物对植食性动物能量的利用及消耗的基本模型也是这样的(图 1.3)。在能量流动过程中,能量的利用效率就叫生态效率(ecological efficiency),它可以用不同营养级之间的生产量来表示,即某个营养级的生态效率相当于该营养级生产量与前一个营养级的生产量之比。林德曼的“十分之一定律”就是指水生生态系统中,通常后一个营养级的生产量只有前一个营养级生产量的十分之一。

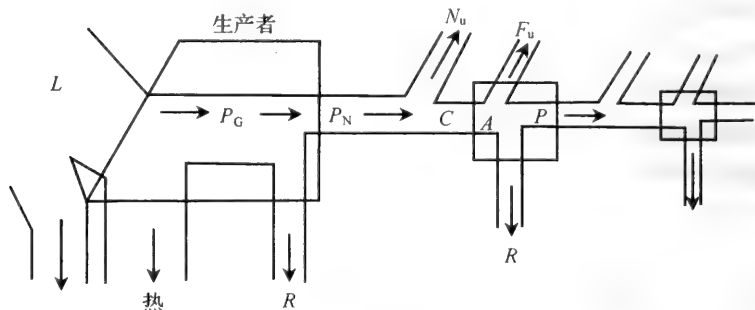


图 1.3 生态系统能流模式图(引自 Odum 1971)

L = 太阳总辐射; P_G = 总初级生产量; P_N = 净初级生产量; R = 呼吸量;
 C = 消耗量; A = 同化量; P = 次级生产量; N_u = 未利用量; F_u = 粪尿量

(二) 生态系统的物质循环

生态系统不仅要有能量以维持动植物的生命,而且必须有生命需要的各种物质。在自然界存在的元素中,有三四十种是生物体所需要的。其中碳、氢、氧、氮是生物体大量需要的。这些物质既是维持生命、进行生物化学活动的结构基础,又是贮存能量的运输工具。植物在光合作用过程中同时吸收各种养分,主要是无机物质(如 NO_3^- 、 PO_4^{3-} 等),这样,生态系统中物质从无机形态转变为生物体中各种有机物质(如碳水化合物、蛋白质、核酸等)。它们通过绿色植物吸收进入食物链,并在各营养级之间传递、转化,当生物死亡后,机体内各种有机物质被微生物分解成为无机物释回环境中(分解作用是与光合作用相反的过程),然后再一次被植物吸收利用,重新进入食物链,参加生态系统的物质再循环。任何物质或元素都处在循环的某个阶段,它们通过生态系统中生物有机体和无机环境之间的循环活动过程就叫做生态系统的物质循环(cycle of matter)。生态系统的营养物质循环(生物循环)是在环境、生产者、消费者和分解者之间进行的;而生态系统之间各种物质或元素的输入和输出以及它们在大气圈、水圈、土壤圈、岩石圈之间的交换叫做生物地化循环(biogeochemical cycle)。生态系统的物质循环与生物地化大循环紧密联系,是组成生物地化循环的基础。

生态系统的物质循环和能量流动是紧密联系、不可分割的,能量是通过物质载体来流动的,但是,两者又有根本区别。能量来源于太阳,在食物链中向着一个方向逐级流动,不断消耗和散失;而营养物质来源于地球并可被生物多

次利用,在生态系统中不断地循环,或从一个生态系统消失而又在另一个生态系统出现。

研究物质在生态系统中的循环常用库(pool)这个概念表示某一物质在生物或非生物环境中贮存的数量。物质循环就是某物质或元素在库与库之间的迁移。按照物质活动的情况,一般分为贮存库(reservoir pool)和交换库或循环库(exchange or cycling pool)两种。前者容量很大,但活动缓慢(它们从库里释出的速度很慢,如岩层中的碳);后者容量较小,但通过库的迁移速度快,在生物体和周围的环境之间进行迅速的交换(如海洋生物体中的有机碳库和海水中的二氧化碳库)。

物质在生态系统中库与库之间流通的速率称为流通率,用单位时间、单位面积(或体积)通过的数量来表示。某物质的流通率与库含量之比即为周转率,周转率的倒数即为周转时间。周转率越快,周转时间就越短。

$$\text{周转率} = \frac{\text{流通率}}{\text{库中营养物质质量}}$$
$$\text{周转时间} = \frac{\text{库中营养物质质量}}{\text{流通率}}$$

在正常情况下,各个库之间的物质流动(输入和输出)应该平衡,否则生态系统的功能将会发生障碍。

生物地化循环按物质贮存的性质分为三种循环类型。

1. 水循环(water cycle)

水是生态系统中生命必需元素得以无限运动的介质,没有水循环也就没有生物地化循环。水循环的主要途径是由太阳能所推动的由大气、海洋和陆地形成的一个全球性水循环系统。水的循环处于稳定状态,因为总的降水量与总蒸发量相平衡。在陆地,降水量大于蒸发量;在海洋,蒸发量大于降水量,而陆地的径流量则补偿了海洋的蒸发量。

2. 气态循环(gaseous cycle)

气态循环是指循环物质的主要贮存库是大气,并在大气中以气态出现。属气态循环的物质以氧、碳、氮为代表。气态循环把海洋和大气紧密联系起来。

3. 沉积循环(sedimentary cycle)

沉积循环是指循环物质的主要贮存库是岩石圈和土壤圈,基本上与大气

无关。属沉积循环的物质以磷、硅等为代表,还有钙、钾、镁、铁、锰、铜等金属元素。

五、生态系统的自校稳态和生态平衡

自然生态系统是开放式的系统,不断有物质和能量的输入与输出。生态系统通过反馈机制(feedback mechanism)实现其自我调控以维持相对的稳态(homeostasis)。所谓反馈就是系统的输出反过来又决定其输入(图 1.4),当系统具有反馈机制时,就成为控制论系统,正如恒温箱的调控功能。当箱内温度低于控制温度(置位点)时,通过反馈环变成输入,加热器启动,使箱内温度上升;当箱内温度高于控制温度时,也通过反馈环变成输入,使加热器停止加热或开动制冷器,以这种反馈机制使恒温箱的温度保持稳态。

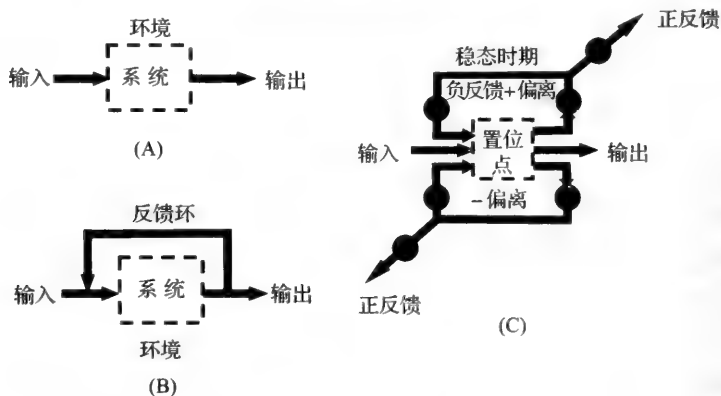


图 1.4 反馈系统示意图(引自 Smith 1980)

(A)开放系统,表示系统的输入和输出;(B)具有一个反馈环的系统使系统成为控制论系统;(C)具有一个置位点的控制论系统

反馈有正反馈(positive feedback)和负反馈(negative feedback)之分。正反馈是系统中的部分输出通过一定路线又变成输入,起促进和加强的作用,例如在生物生长过程中身体越来越大,在种群持续增长过程中,个体数量不断上升。负反馈(上述恒温箱例子属负反馈)是输出反过来起削弱和减低输入的作用,例如很多种群可以通过行为机制、密度反馈来调节自身密度,从而使种群保持在一定的极限波动范围内。生物群落内不同种群之间的数量调控,多出现于植物与植物、植物与动物以及动物之间的各种相互关系上,其中以捕食者与被食者的正反馈和负反馈相互作用最为明显。被食者种群增长可促进捕食

者种群增长,而捕食者种群增长后对被食者造成更大的压力,促使捕食者种群下降。生态学通过各种反馈机制来实现生物之间以及生物与环境之间相互适应的自我调控以维持相对的稳态。

应当指出,虽然上述正反馈作用是生物生长和存活所常见的现象,但是正反馈不能保持系统的稳态,只有通过负反馈控制才能使系统维持稳态。同时稳态控制是有限度的,超过这个限度,不受限制的正反馈可导致死亡。Odum (1971)指出,应当把“稳态台阶”看作一系列台阶,当应力加强时,系统虽然还能实现控制,但已经不能正好回到原来的同一水平。人类燃烧大量石化燃料,释放大量的 CO_2 进入大气,被海洋的碳酸盐系统所吸收,但不能完全被吸收;随着输入增加,新的平衡水平比原来的略高;在这种场合下,甚至轻微的变化就可以产生深远的影响。真正良好的稳态控制只有在经过进化适应时期以后才能形成。新的生态系统(例如新型的农业)比成熟的系统(其组成得以形成相互适应)波动较剧烈,抵抗外界扰动的能力也较低。

在一般情况下,如果生态系统能量和物质的输入大于输出时,生物量增加,反之,生物量减少。如果输入和输出在较长时间趋于相等,系统的结构与功能长期处于稳定状态(这时动、植物的种类和数量也保持相对的稳定,环境的生产潜力得以充分发挥,能流途径畅通),在外来干扰下能通过自我调节恢复到原初的稳定状态,生态系统的这种状态就叫做生态平衡(ecological equilibrium)。

一个相对稳定的生态系统是经过不同演替阶段而发展起来的。在各个演替发展阶段,系统内部的结构与功能之间相互适应的水平是不同的,因而对外界干扰的敏感程度也不同。在发展的初期阶段,其结构比较简单,功能效率不高,因而比较不稳定,对外界干扰的抵抗能力较差;而当生态系统发展到成熟阶段,结构就变得更加复杂起来,其功能效率也相应地提高了。即使有来自外部的影响,由于自我调节能力的增强,也就比较可能维持本身的稳定性。因此,生态平衡是一种自然平衡,是长期生态适应的结果。如果没有外界干扰的话,它将朝着更成熟、更稳定和更复杂的方向发展。

虽然生态系统具有自我调节功能,但是这种调节功能是有限度的。只有在某一限度内可以自我调节自然界或人类施加的干扰,这个限度就叫做“生态阈限”。在生态阈限范围内,生态系统才得以维持相对平衡。当外界压力超过阈限时,它的自我调节能力随之降低,甚至失去作用。此时,生态平衡遭到破坏,生态系统趋向衰退,系统中有机体的数量减少,生物量下降,能量流动和物质循环发生障碍,甚至可能导致整个系统崩溃,这就是人们通常所说的“生态平衡失调”(或“生态失调”)。生态平衡被破坏的主要因素有两类:第一类是自

然的因素所带来的失调,例如气候变化、火山爆发、地震,等等;另一类是人为因素,就是人类的干扰对生态系统造成的影响,甚至带来灾难性的危害,例如环境破坏、污染和过度利用生物资源,这是当前必须更加引起重视的一个问题。

当外界压力超过生态系统本身的调节能力时,生态系统就受到破坏,失去平衡。主要从结构的破坏和功能的降低表现出来:群落中生物种类减少;物种的多样性降低;结构渐趋简化。当外界压力太大而持久的话,系统内各种结构的变化就更加厉害,甚至使某个基本成分从系统中消失,最后整个结构就崩溃了。

六、生态系统的主要类型

按生态类型,生物圈的生态系统包括陆地生态系统、水域生态系统(它们的划分与主要生物群落类型的划分一致)以及人工生态系统三大类:

1. 陆地生态系统

1.1 森林生态系统

热带森林生态系统

温带森林生态系统

1.2 草原生态系统

1.3 荒漠生态系统

2. 水域生态系统

2.1 湖泊生态系统

2.2 河流生态系统

2.3 海洋生态系统

海岸带生态系统(潮上带、潮间带、河口)

岛屿生态系统

浅海生态系统

外海和大洋生态系统

3. 人工生态系统

3.1 农田生态系统

3.2 城市生态系统

上述类型还可以划分为更小单位的生态系统,小的生态系统组成大的生态系统,简单的生态系统组成复杂的生态系统。地球上所有的生态系统合成生物圈,生物圈是一个行星水平的无比巨大而又精密的生态系统。

按人类对生态系统的影响来划分,则有自然生态系统(natural ecosystem)和人工生态系统(artificial ecosystem)之分。自然生态系统指未受到人类活动的影响或仅受轻度影响的生态系统,这类生态系统的生物与生物以及生物与环境是经过长期的相互适应形成与发展起来的,结构、功能协调一致,具有较完善的自我维持、自我调节机制。上述生态系统类型中除农业生态系统和城市生态系统外,都可以归入自然生态系统的范畴。但是,由于当今的地球上实际已很难找到不受人类活动影响的地方,只是影响的程度不同而已,因此,在自然生态系统和人工生态系统之间已很难划清绝对的界限。人工生态系统是人类根据自身的需要对自然生态系统进行重大改造而形成的一类生态系统,它们与自然生态系统有很大的差别。例如,农田生态系统(包括海洋的潮间带围垦养殖系统)其生物结构简单、系统的自我调控能力差,但通过人类干预可获得比自然生态系统高得多的生产力。

生态系统的能量来源于太阳。此外还有所谓补加能量(subsidy energy),是指除太阳直接辐射的能量外,其他能减少生态系统内部的自我维持消耗、从而增加可转化为生产力的任何能量。有的学者按能量来源和能流特征作为分类依据,将生态系统划分为以下四类:

①自然无补加的太阳能系统(natural unsubsidized solar-powered ecosystem):包括大洋、森林、草原和深湖等,它们几乎完全依赖于太阳的直接辐射,没有或极少辅助或补加能量。这类生态系统生产力很低,但对保持生物圈的稳定性具有重要作用。

②自然补加的太阳能系统(natural subsidized solar-powered ecosystem):包括河口湾、潮间带(潮汐作用使营养物质循环加速)、湖泊(河流带入有机物质)和热带雨林(有大量雨水),这类生态系统是具有最高生产力水平的自然生态系统。

③人类补加的太阳能生态系统(human subsidized solar-powered ecosystem):包括农田、水产养殖等人工经营的生态系统。通过人为补充大量能量(燃料、人力和化肥、杀虫剂等投入),生产力可比上述自然补加能量的太阳能生态系统高得多。但是,这种以人为补加大量能量为基础获取高生产力的人工生态系统耗能过大,且系统自我调节能力很差。

④燃料供能的城市工业生态系统(fuel-powered urban-industrial ecosystem):这是人口密集的人类生态系统,它以高度浓缩的石化燃料能量代替太阳

能,并且必须依赖于周围的农业和自然生态系统。

应当指出,近年来已有把自然生态系统进一步扩展为社会-经济-自然复合生态系统(social-economic-natural complex ecosystem)或人类生态系统(human ecosystem)的趋势。这是因为人类面临的人口、资源和环境等问题都与经济发展、社会学和人类赖以生存的自然环境三个不同性质的问题有关。

从物理学角度,生态系统几乎都属于开放系统(opened system),不断有物质和能量的流进与流出。而像宇宙飞船这样的系统是封闭系统(closed system),它允许能量的输入和输出,却能阻止与周围环境的物质交换。还有一种隔离系统(isolated system)具有阻止任何能量和物质的输入和输出(如实验室的微生态系统)。

第二节 生态系统的形成、进化与 Gaia 假说

一、生命起源与生态系统的形成与进化

地球上的生物从无到有,从简单到复杂,当今丰富多彩的生物圈是经过非常漫长的地质年代发展起来的,并且是诸物种协同进化(coevolution)的历史。

生命起源于 30 多亿年以前。当时大气中没有氧气,原始的大气圈主要是火山爆发的气体,包括 CO_2 、 CH_4 、 H_2S 、 NH_3 、 H_2 、 N_2 和 H_2O (水蒸气)等。在太阳的辐射作用下,无机环境发生高温骤变,产生了很多有机分子以及小分子氨基酸、核苷酸这类原始生命结构中的复杂有机分子,经过漫长的年代和进行了一系列复杂的化学进化(chemical evolution),渐渐演化成具有新陈代谢特征和复制机能的原始生命,最早出现的原始生命是海洋厌氧微生物。有人认为地球上最早的生命就是生活在原始海底热液喷口附近的异养原始细菌(*Ecobacterium*)。原始生态系统就是由原始异养生物、原始海洋、原始大气圈和太阳辐射构成的还原性自然生态系统。这种生态系统形成的意义在于:通过化学进化而形成的原始生命物质与相应的原始海洋环境构成一个基于自然的物理、化学系统的生态系统。但它不同于一般的物理、化学系统,而是具有复制机能和不断进行物质、能量的交换。

大约距今 35 亿年前,虽然大气圈和水圈还没有氧,但从 35 亿年的岩石中发现叠层石意味着某种自养微生物形态已经进化出来,后来从另外的叠层石和似乎是蓝绿菌或其祖先的化石残余中得出结论,释放氧气的光合作用确实 在 28 亿年前出现(图 1.5)。









事 件	距今时间/ 亿年前	表现形式	氧含量/%	伴随的事件和结果
8. 完全氧化状态	4	 大的鱼类, 第一批陆生植物	100	向着现在世界格局的生物圈演化
7. 出现带壳后生动物	5.5	 寒武纪动物群	~10	穴居习性开始及随后的进化
6. 出现后生动物	6.7	 埃迪卡拉动物群	~7	显生宙开始; 后生动物化石和痕迹
5. 发现第一批真核细胞	14	 直径较大的细胞	>1	红层激增, 多细胞生物; 有丝分裂, 成熟分裂, 遗传重组
4. 耐氧蓝绿藻	~20	 藻丝状体间隔处扩大的厚壁细胞	~1	氧化代谢, 臭氧屏蔽, 最老的红层被最年轻的条带状含铁建造超覆
3. 光合自养, 可能释放分子氧	>28	 叠层石, 蓝绿藻的祖先	<1	叶绿素 a 和细胞色素 b 的合成; 条带状含铁建造和其他的氧贮库; 温室效应减弱
2. 自养(甲烷的生成?) (硫的氧化?)	>35	 叠层石, 硫酸根, 轻碳	(无氧的)	生物圈的持续性
1. 生命起源	~38?	 轻碳	(无氧的)	生物圈进化开始

图 1.5 生物圈早期进化的主要阶段(Cloud 1984, 转引自蔡晓明、尚玉昌 1995)

原始生命是通过发酵获得呼吸所需的能量。由于发酵的效率比氧化呼吸低得多,因而原始生命不可能超过单细胞期,并且只能生活在无紫外线伤害的水层中,其营养来源也是很有限的。有机食物的贫乏可能成为选择性压力,促使产生能进行光合作用的原核自养生物和真核自养生物,绿色植物的出现是地球发展史上的重要里程碑。生活于水里的单细胞绿色植物光合作用使水中的氧气逐渐增加,于是原始生态系统的营养方式由异养型逐渐发展为自养型和异养型两种。同时,水中的氧气逐渐积累并扩散到大气中,使地球化学的面貌发生巨大的变化,原始大气层的成分也逐渐发生本质的变化。

需氧呼吸出现后,因其效率高,从而为出现复杂的多细胞生物创造了必需条件。据认为,当氧含量达到现有水平的3%时(大约在6亿年前)先后开始出现最早的多细胞生物。在寒武纪中,地球上的生物界开始发生飞跃的进化,出现海洋动物的原始祖先,形成原始食物链和生产者、消费者、分解者共同组成的生物系统。

大约距今4.2亿年的志留纪晚期,大气中氧含量上升到现在水平的10%以上,在雷电和太阳紫外线的作用下,高空形成臭氧层。由于臭氧层的积累吸收了大量的紫外线,为生物到达海面 and 登上陆地创造了条件,首先登陆的是体型较小且没有根、茎、叶分化的裸蕨类植物。植物的枯落物及残体经过分解与原始风化物相互作用,地球上有了最早的土壤,成为各种易于淋溶矿物养分的贮存库。陆地植物的发展,昆虫和其他节肢动物也随之相继出现,并为后来脊椎动物的登陆创造了食物和生活条件。

距今约3.5亿年的石炭纪,随着大气中游离氧的不断增多,气候也十分温暖、潮湿,为陆生植物的进一步繁荣提供了有利条件。这个时期原先低矮的裸蕨类植物发展为有根、茎、叶分化的、高大的种类,其宽大的叶片扩大了光合作用面积,根部则可吸收更多的水分和矿物养分,茎具较完善的输导系统——维管束,因而初级生产力大为提高,并且在海滨或沼泽湿地陆续出现草本植物、灌木和乔木,构成地球上首批原始林地。根据古生物学资料判断,总鳍鱼类及两栖类的祖先等是脊椎动物中最早登陆的种类。

在距今1.85亿年前的侏罗纪,裸子植物(苏铁和松杉类)大量发展起来,植物开始用种子繁殖,花粉管的形成使植物的受精作用不再借水为媒介,从而能在干旱环境中繁殖后代。苏铁类在侏罗纪特别繁茂,是中生代陆生动物恐龙的主要食物。森林生态系统的主要食物链是苏铁→草食恐龙→肉食恐龙。

裸子植物到第三纪(距今0.7亿~0.1亿年)因环境变化而逐渐衰退,代之而起的是被子植物。被子植物叶形多样、叶片宽阔,加大了与阳光的接触面

积,而且有更发达的输导系统,为适应寒冷干燥季节逐渐形成落叶型,这些特征更能适应复杂多变的环境。由于被子植物种类繁多,适应性强,可为哺乳动物提供大量食物(因为哺乳动物需要更多能量以维持正常体温),促使后者的繁荣昌盛。

第三纪以后,地球上的气候不断发生旱化和寒化,到第四纪还出现几次大冰期,已经形成的各类生态系统不断分化,由热带雨林生态系统渐次分化出亚热带常绿阔叶林、温带落叶阔叶林和针叶林、草原以及荒漠等生态系统。

在上述生物圈生态系统的形成与发展中,通过自然选择(适者生存、不适者淘汰)发展至今,大气圈、水圈、土圈等组成特征也随之产生相应变化,例如,从还原性大气圈发展为含氧的大气圈。从古生代开始大气的含氧量逐渐增加,古生代中期氧含量比现在的大气氧含量高 2~3 倍,到了古生代中后期,氧的消耗超过氧的生产,大气氧含量不断下降。随后,氧含量有时上升,有时下降,到古生代后期,出现氧含量的明显下降(可能仅为现在水平的 5%)和二氧化碳明显上升的时期,同时气候也有变化。二氧化碳的增加引起自养生物的大繁荣(它们成为现代人类使用的化石燃料的来源),以后又逐渐回到高 O_2 、低 CO_2 的大气, O_2/CO_2 比例保持在一种“波动性稳定状态”之中(当今人类活动产生的 CO_2 和烟尘污染,可能使这种脆弱的平衡变得更加不稳定)(图 1.6)。

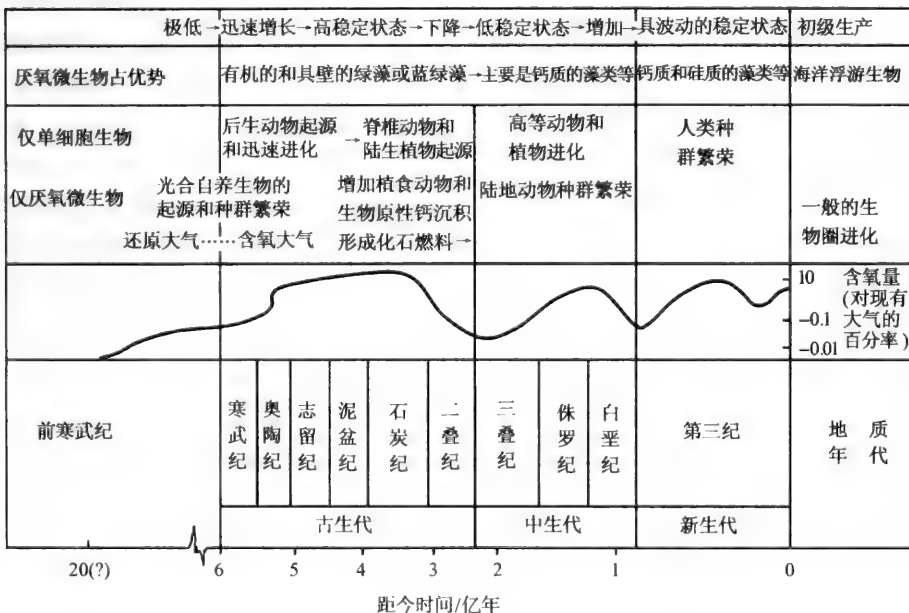


图 1.6 生物圈及其含氧大气的进化(Odum 1971,转引自蔡晓明、尚玉昌 1995)

二、Gaia 假说——地球自我调节理论

关于生物与地球环境的问题,过去比较流行的观念是:生物是被动地适应地球环境的理化条件的。但是,英国科学家 Lovelock 于 20 世纪 60 年代提出一个地球自我调节的理论——Gaia 假说(Gaia hypothesis)或称“大地女神假说”(Gaia 在希腊神话中是大地女神的意思)。Gaia 假说提出后引起科学界的广泛争论,但它无疑推动了科学的探索,特别是对深入理解生态系统的形成发展和稳定性的理论和实践有重要意义。

Gaia 假说认为,大气中活性气体的组成、地球表面的温度及地表沉积物的氧化还原电位和 pH 值等是受地球上所有生物总体(biota)的生长和代谢所主动调控的。根据这一观点,地球上适于生物生存的最初条件并不存在,而是通过生命活动与环境相互作用而发展和创造出来的(自地球早期出现生命以来,生物对地球表面环境的调节就没有停止过)。例如,地球上的大气层尽管没有生命,却大半是生物活动的副产品。地球上的土壤和海洋沉积物性质以及当今海水的组分也都与长期生物活动密切相关。

Gaia 假说还认为,当上述环境受到人为破坏或自然条件的各种干扰而发生相应变化时,地球上的生命总体就会通过改变其生长、活动和代谢来对这些变化做出相应的反应,缓和地球环境的这些变化。也就是说,生物总体及其环境所组成的系统(Gaia 框架)能够对抗不适合于生物生存的环境变化,继续生存、发展和进化。例如,地球突然发生与微星体相撞(历史上曾出现多次),有时会造成大量物种灭绝。生物的大灭绝必然使大气中 CO_2 上升到一个新的水平,并持续很久。但是 CO_2 含量上升又使地球平均温度上升,这种新环境又促使一些物种的灭绝,也将促使进化而出现新的物种。虽然这个过程是很缓慢的,但最后这些改变了的生物总体将使气候和环境条件逐渐恢复到以前的有利状态,也就是说,虽然有陨星冲撞,但地球上的生命与环境持续存在下来,当然,进化的步伐是受环境变化所制约的。

Gaia 假说是一个控制论系统,可以说明生物与环境在生物圈规模上相互作用的稳态。Gaia 假说在当今对全球变化问题(特别是气候调节系统)的研究中也得到检验。海洋浮游植物产生的二甲基硫(DMS)释放到大气中,促进形成海洋上空的云层。当浮游植物释出的 DMS 越多,结集的云层就越厚(正反馈),太阳辐射能向空中反射量也就越多,结果将使海洋表层降温,同时植物光合作用对太阳能的利用率降低(负反馈)。通过这种正、负反馈机制形成一个调节气候的封闭循环(图 1.7),表明生物对其环境产生主动和积极的影响(见

第九章的硫循环部分)。

的生命支持系统。不同类型的生态系统其环境和生物种类组合不同,代表着各自的特点,但都包含这四个基本成分。

3. 生态系统内不同生物之间通过被食—捕食的营养关系形成食物链,食物链包括牧食食物链和碎屑食物链两种基本类型,两种食物链往往是同时存在的。生态系统中所有食物链连结成食物网,绝大多数食物网结构是非常复杂的。生态系统的自养成分和异养成分在空间上是分层的,上层(生产层)自养代谢最旺盛,下层(分解层)异养代谢最旺盛。

4. 生态系统的能源来自太阳,绿色植物通过光合作用制造有机物,将光能转化为有机分子键中的化学潜能,通过食物链在各成分之间不断流动,每经过一个营养环节,就有一部分能量通过呼吸消耗变为废能(以热的形式)散失到环境中。食物链本质上是绿色植物固定的能量在生态系统中不断释放所经过的途径。

5. 生命所需要的各种元素和物质以无机形态被植物吸收,转变为生物体中的各种有机物质,并通过食物链在营养级之间传递、转化。当生物死亡后,有机物质被各种分解者分解回到环境中,然后再一次被植物吸收,重新进入食物链。生态系统的营养物质来源于地球,并可被生物多次利用,在生态系统中不断地循环,或从一个生态系统转移到另一个生态系统。

6. 自然生态系统是开放式系统,不断有物质和能量的输入和输出。生态系统通过负反馈机制实现自我调控以维持相对的稳态。但是,生态系统的自校稳态功能是有限的,当外界压力(自然的和人为的因素)超过生态系统本身的调节能力时,其稳态机制就失去作用,生态系统就受到破坏,失去平衡甚至崩溃。

7. 生物圈生态系统基本类型有陆地生态系统(森林、草原、荒漠等)、水域生态系统(海洋、湖泊、河流),属自然生态系统。如果从人类对生态系统影响的角度划分,除自然生态系统外还有一类是人工(或半人工)生态系统(农田、城市等)。当今人类活动范围已可遍及生物圈的大部分地区,因此自然生态系统和人工生态系统之间已难划清绝对的界限。

8. 地球上的生命从无到有,从简单到复杂,现在的生物圈是经过 30 多亿年的漫长年代,从原始生命物质的化学进化逐渐发展起来的,并且是诸物种协调进化的历史。在生物圈生态系统形成与发展过程中,大气圈、水圈、土圈等的组成特征也随之产生相应的变化。当今大气圈 O_2 和 CO_2 含量比例保持在一种“波动性稳定状态”之中,但人类活动可能使这种脆弱的平衡变得更加不稳定。

9. 地球自我调节理论——Gaia 假说认为,大气中活性气体的组成、地球

表面的温度及沉积物的氧化还原电位和 pH 值等是受地球上所有生物总体的生长、代谢所调控的,当地球环境受到干扰或破坏时,地球上的生命总体就会通过其生长、活动和代谢的变化来缓和地球环境的变化。Gaia 假说是生物圈水平上的控制论系统。

10. 概念与术语:生态系统(ecological system, ecosystem),非生物成分(abiotic component),生物成分(biotic component),生产者(producer),自养生物(autotroph),消费者(consumer),异养生物(heterotroph),分解者(decomposer),分解作用(decomposition),食物链(food chain),营养级(trophic level),牧食食物链或植食食物链(grazing food chain),碎屑食物链(detritus food chain),食物网(food web),能量流动(energy transfer),生态效率(ecological efficiency),物质循环(cycle of matter),生物地化循环(biogeochemical cycle),贮存库(reservoir pool),交换库或循环库(exchange or cycling pool),水循环(water cycle),气态循环(gaseous cycle),沉积循环(sedimentary cycle),反馈机制(feedback mechanism),生态平衡(ecological equilibrium),自然生态系统(natural ecosystem),人工生态系统(artificial ecosystem),化学进化(chemical evolution),Gaia 假说(Gaia hypothesis),补加能量(subsidy energy)

思考题

1. 生态系统概念所强调的核心思想是什么?
2. 生态系统有哪些基本组分,它们各自执行什么功能?
3. 生态系统的能量是怎样流动的,能流过程有哪些特点?
4. 生态系统的物质是怎样循环的,有哪些特点?
5. 生态系统是怎样实现自校稳态的?
6. 生物圈生态系统有哪些基本类型?
7. 扼要说明地球上怎样通过化学进化出现原始生命以及原始生命所处的环境特征。
8. 能进行光合作用的生物出现后对促进生物进化、增加地球上的生物多样性有何重大意义?
9. Gaia 假说的基本论点是什么?

第二章 海洋环境与海洋生物生态类群

学习目的:通过本章学习了解海洋环境的基本特征、海洋三大环境梯度、海洋环境分区的划分依据以及海水某些物理特性的生态学意义。掌握海洋浮游生物、游泳生物和底栖生物三大生态类群的特征,了解它们在海洋生态系统中的地位与作用,并对三大功能类群中的主要种类(类别)有初步的认识。

第一节 海洋环境

一、海洋环境的基本特征

地球表层大部分为海水所覆盖,整个海洋是一个连续的整体。其面积为 $362 \times 10^6 \text{ km}^2$, 约占地球面积 71%, 平均深度为 3800 m, 最深处超过 10 000 m。海洋的空间总体积达 $1370 \times 10^6 \text{ km}^3$, 比陆地和淡水中生命存在空间大 300 倍。可见地球看上去更像一个广阔无垠的蔚蓝色“水球”。

海洋具有三大环境梯度(environmental gradient), 即从赤道到两极的纬度梯度, 从海面到深海海底的深度梯度以及从沿岸到开阔大洋的水平梯度, 它们对海洋生物的生活、生产力时空分布等都有重要影响。纬度梯度主要表现为赤道向两极的太阳辐射强度逐渐减弱, 季节差异逐渐增大, 每日光照持续时间不同, 从而直接影响光合作用的季节差异和不同纬度海区的温跃层模式。深度梯度主要由于光照只能透入海洋的表层(最多不超过 200 m), 其下方只有微弱的光或是无光世界。同时, 温度也有明显的垂直变化, 底层温度很低且较恒定, 压力也随深度而不断增加, 有机食物在深层很稀少。在水平方向上, 从沿海向外延伸到开阔大洋的梯度主要涉及深度、营养物含量和海水混合作用的变化, 也包括其他环境因素(如温度、盐度)的波动呈现从沿岸向外洋减弱的变化。

二、海水某些物理特性的生态学意义

海水的溶解性、透光性、流动性、浮力及缓冲性能等特性具有重要的生态

学意义。据统计,已知的海洋动物、植物(不包括微生物)有 16 万多种,上述海水特性为各种生物提供了良好的生存条件。

首先,几乎所有形成原生质所必需的成分都以适于浮游植物吸收的形式和浓度存在于海水中,便于浮游植物的直接吸收。同时,由于海水具有透明性,保证光线可以透入一定的深度,海洋中的二氧化碳和碳酸氢盐含量也非常丰富。有了上述这些条件,在海洋的表层,植物可以通过光合作用制造有机物,这些有机物直接或间接地提供其他各种海洋生物所需的食物。此外,由于海洋表层的光合作用以及与大气接触,所以 O_2 含量基本上是饱和的,而高纬度的表层海水冷却下沉,把含 O_2 量高的水体带到底部,因而海洋的所有深度都有生物生存。

在海洋环境中,大量个体小、结构简单而脆弱的生物得以生存,这是由于海水浮力对这些生物有支撑、传送和保护作用,从而使它们可以有简单的繁殖过程和减少结构的复杂性(包括运动器官、骨骼或保护外壳)。在水环境中,个体小的生物是比较有利的,表面积和体积比率大可减慢下沉速度,并有利于从稀溶液中吸收各种有用的成分,个体小通常也能较快地繁殖。另一方面,海水的浮力也对大型藻类(如长达 20~30 m 的巨藻)和大型动物起支撑作用,海洋中有重达数十吨的巨型动物(如某些鲸类),这在陆地生态系统是不可能存在的。

相对于陆地来说,海洋环境是比较恒定的。由于海洋水体大,海水有较高的比热,加上混合作用,使得热量分布均匀,因而海洋的温差较小,温度变化也比较缓慢。还有,海水的组分稳定,缓冲性能好,即使有生物的活动,其 pH 值也是相对稳定的。这些环境条件在相当大的距离内较为恒定,使得海洋生物可分布在很大的范围内。

三、海洋环境的主要分区

尽管从总的来看,海洋是一个连续整体,但在海洋的不同区域,其环境要素仍有很大区别。对于自由运动的海洋生物,温度、盐度和深度是主要的阻限。不同生境栖息着不同种类的生物,没有一种生物能生活在海洋的一切环境中。

海洋分为水层部分和海底部分,前者指海洋的整个水体,后者指整个海底,它们各自又可分成不同的环境区域。海洋生物的主要生活方式也有两大类,即在水层中过漂浮或游泳生活的种类和栖息于海洋底部(底上或底内)的种类。下面是参考 Tait(1981)提出来的海洋主要分区方法(图 2.1)。

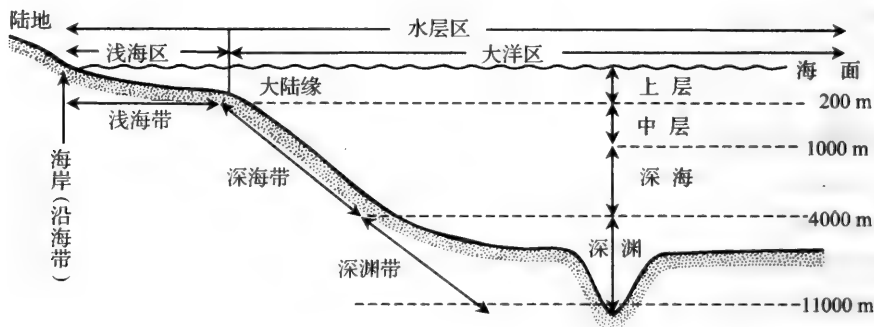


图 2.1 海洋环境主要分区(引自 Tait 1981)

(一) 水层部分(pelagic division)

在水平方向上分为浅海区和大洋区:

1. 浅海区(neritic province)

大陆架上的水体,平均深度一般不超过 200 m,宽度变化很大,平均约为 80 km。本区由于受大陆影响,水文、物理、化学等要素相对地说还是比较复杂多变的。

2. 大洋区(oceanic province)

大陆缘以外的水体,这是海洋的主体,其理化环境条件比浅海区较为稳定。

大洋区的不同深度,其环境条件也有很大不同,从垂直方向看,把大洋水体分为:

①上层(epipelagic zone):从表层至 150~200 m 深,这里不仅光照强度随深度增加而呈指数式下降,有的海区温度也有明显的昼夜和季节差异。很多海域温度出现所谓不连续面或温跃层。

②中层(mesopelagic zone):从上层的下限至约 800~1000 m 深的水层,这里光线极为微弱或几乎没有光线透入,温度梯度不明显,且没有明显的季节变化,常出现氧最小值和硝酸盐、磷酸盐最大值的层次。

③深海(bathypelagic zone):从 1000 m 至 4000 m 深水层,这里除了生物发光以外,几乎是黑暗的环境,水温低而恒定,水压大。

④深渊(abysso-pelagic zone):超过 4000 m 的深海区,这里是又黑暗又寒冷、压力最大、食物最少的世界。

(二) 海底部分(benthic division)

海底部分包括海岸(seashore)和海底(sea bottom)。

1. 滨海带(littoral zone)

或称海岸带,包括潮间带和高潮时浪花可以溅到的岸线。它是海洋与陆地之间一个狭窄的过渡带,交替地受到空气和海水淹没的影响。

2. 浅海带(sublittoral zone)

海岸带(潮间带)下缘到大陆架边缘的大陆架(continental shelf)海底。地形平缓,坡度小,大陆缘是其外限。

3. 深海带(deep sea zone)

大陆架以外的海底包括:①深海带(bathybenthic zone):大陆缘至约4000 m深的海底,主要包括大陆斜坡(continental slope),水深约200~3000 m和大陆隆(continental rise),大部分位于3000~4000 m。②深渊带(abysso-benthic zone):超过4000 m深的海底,主要包括深海平原(abysal plain)和更深的海沟(trench),最深处超过10 000 m。耸立于深海平原之上的一系列山脉称洋中脊(mid-oceanic ridge),它们可向上延伸至水面以下2000 m左右(有时以洋中岛的形式露出水面)。

四、海洋沉积物

海洋底部覆盖着各种来源和性质不同的物质,构成海洋沉积物(marine sediment),海洋沉积物分为大陆边缘沉积物和远洋沉积物两大类。

(一) 大陆边缘沉积(陆源沉积)

大陆边缘沉积是经河流、风、冰川等作用从大陆或邻近岛屿携带入海的陆源碎屑。

1. 岸滨及陆架沉积

分布于潮间带和大陆架上的沉积物,大部分是已经分解的各种矿物,主要

有石英、长石、黏土矿物,也包括一些生物遗体。其粒度组成变化很大,但以砂及泥为主。这部分海底沉积物由于受底部地貌形态以及海浪、潮汐和海流的影响,又可细分成很多类型:河口及三角洲沉积、海湾沉积、海峡沉积、火山沉积、造礁珊瑚沉积,等等。在一些沉积盆地,其沉积物类型多、厚度大,有机质含量较高。

2. 陆坡及陆裾沉积(半深海沉积)

分布于大陆斜坡及其陡坡下的平缓地带的沉积物,除局部以生物或火山物质为主外,绝大多数地区也是由陆源碎屑组成,包括各种类型的砂、粉砂、泥等。在热带和亚热带海洋中,还出现珊瑚沉积,它是由珊瑚的破坏产物(如珊瑚砾及其他石灰质生物残骸)组成。此外,还存在由流速很大的浊流所形成的浊流沉积,当浊流到达坡度平缓的海底(如大陆裾)时,将所带的泥沙大量沉积下来。浊流沉积的特点是分选性好、粒度较粗,往往含有一些浅海生物遗骸。

(二) 远洋沉积(深海沉积)

1. 红黏土

是从大陆带来的红色黏土矿物以及部分火山物质在海底风化而成。此外,还包括一些自然矿物(如锰结核)和一些生物成分(如放射虫软泥),后者分布在热带和亚热带区域,而且一般深度大于4500~4700 m。北冰洋的黏土沉积主要是陆源性的。红黏土沉积有机质含量比例较小。

2. 钙质软泥

主要由有孔虫类抱球虫和浮游软体动物的翼足类以及异足类的介壳组成,分别称为抱球虫软泥和翼足虫软泥。由于碳酸钙的溶解度随温度升高而减小,随压力增加而加大,所以钙质软泥一般分布在热带和亚热带,水深不超过4700 m的深海底(更深处为红黏土或硅质软泥所取代)。

3. 硅质软泥

主要由硅藻的细胞壁和放射虫骨针所组成的硅质沉积,分别称为硅藻软泥和放射虫软泥。硅藻软泥主要分布在高纬度(南极洲周围有一宽广的条带),而放射虫软泥则分布在低纬度,而且多出现在深度超过4500 m的洋底(较浅的洋底为抱球虫软泥所取代)。

第二节 海洋生物的生态类群

海洋生物根据其生活习性可分为浮游生物、游泳生物和底栖生物三大生态类群。

一、浮游生物

(一) 概述

浮游生物(plankton)是指在水流运动的作用下,被动地漂浮在水层中的生物群。它们的共同特点是缺乏发达的运动器官,运动能力薄弱或完全没有运动能力,只能随水流移动。浮游生物一般个体都很小,多数种类必须借助显微镜或解剖镜才能看清楚它们的身体构造。这些生物隶属于不同的门类,因此,浮游生物这个名词主要指的是生态学上的意义。

浮游生物虽然个体小,但是在海洋生态系统中占有非常重要的地位。它们的数量多、分布广,是海洋生产力的基础,也是海洋生态系统能量流动和物质循环的最主要环节,浮游植物(phytoplankton)生产的产物基本上要通过浮游动物这个环节才能被其他动物所利用。浮游动物(zooplankton)通过摄食影响或控制初级生产力,同时其种群动态变化又可能影响许多鱼类和其他动物资源群体的生物量。例如,飞马哲水蚤(*Calanus finmarchicus*)是北大西洋浮游动物功能群中的关键种,其无节幼体是许多经济鱼类(特别是鳕鱼)幼鱼的重要饵料,后期幼体和成体又是上层鱼类(特别是鲱科鱼类)的重要饵料。因此,了解控制优势桡足类种群动力学的物理生物学过程和影响其生殖和年补充量的物理因素和生物学因素间的相互关系,预测它们的种群动态以及对渔业资源的调控作用是当前海洋生态系统动力学研究的重点之一。中华哲水蚤(*C. sinicus*)是我国沿海最重要的浮游动物,它与渔场的渔获量有密切关系,因此是我国正在进行的海洋生态系统动力学研究中的重要内容(陈亚瞿、徐兆礼 2000,李少菁、陈钢 2000)。此外,有些浮游生物(如毛虾、海蜇)本身就是渔业对象。有的浮游生物可以作为判别水团、海流的指示种(indicator species),有助于了解海流和水团的移动,判断不同海流的交汇锋面,对探索一个海流余脉的分布有重要的作用。一些浮游生物尸骸沉积海底,这些沉积物对海洋地质及海洋环境的研究有一定帮助,其中有些化石种类的分布有助于勘探海底石油资源。

浮游生物具有多种多样适应浮游生活的结构和能力,主要有以下两种类型。

1. 扩大个体表面或结成群体增加浮力(图 2.2,2.3)

①缩小体积可增大相对表面积,从而增加抵抗下沉的阻力,因此大多数浮游生物是微小的。

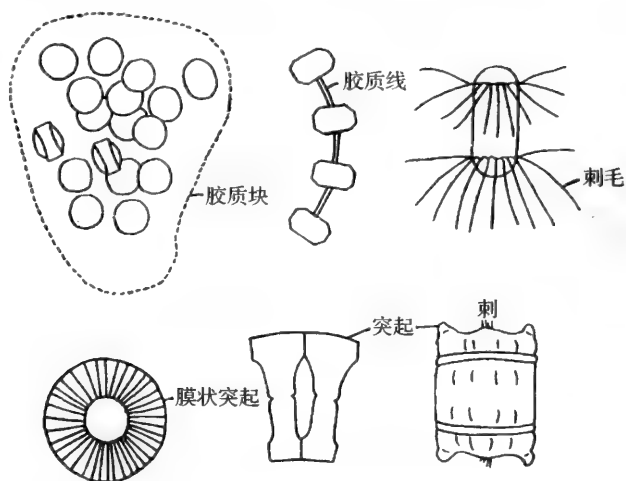


图 2.2 硅藻细胞表面的突出物(仿金德祥等 1965)

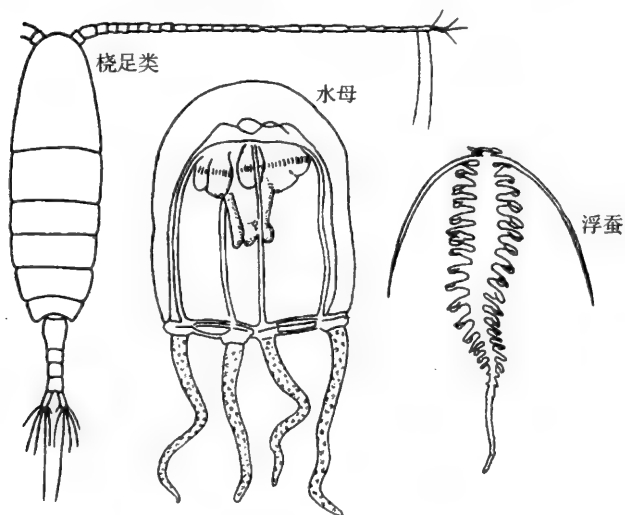


图 2.3 浮游动物增加浮力的体型(仿郑重等 1984)

②具有刺毛、突起或连结成群体,这是浮游生物常见的抵抗下沉的机制。如角毛藻有细长的角毛;桡足类有细长、多毛的第一触角和尾叉刚毛;等片藻、直链藻连成带状,海链藻连成链状,星杆藻连成星状。

2. 减轻比重增加浮力

①产生气体、油等比重轻的物质,如管水母类僧帽水母群体顶端有一个充满气体的大气囊,哲水蚤体内有一个狭长的油囊,浮游硅藻类细胞内产生油点和脂肪酸。

②分泌胶质,如浮游海樽类有发达的胶质囊。

③增加水分,浮游动物的含水量一般高于底栖动物,水母类的含水量高达96%以上。

④外壳和骨骼退化或消失,如浮游腹足类软体动物的贝壳都比底栖种类的轻薄,有孔虫的外壳上遍布小孔。

此外,浮游动物可依靠纤毛或鞭毛的摆动,或者依靠肌肉的收缩运动产生微弱的“主动性运动”,不仅可使生物体向前移动,而且可以使生物保持悬浮状态。

浮游生物是一个大的生态类群,包括浮游植物和浮游动物两大类别。

由于采集浮游生物通常是用不同孔径的筛绢网进行的,或用采水器采集再经过不同孔径的过滤器收集,因此,按浮游生物的个体大小可分为以下几种类别:

- ①微微型浮游生物(picoplankton): $< 2 \mu\text{m}$;
- ②微型浮游生物(nannoplankton): $2 \sim 20 \mu\text{m}$;
- ③小型浮游生物(microplankton): $20 \sim 200 \mu\text{m}$;
- ④中型浮游生物(mesoplankton): $200 \sim 2000 \mu\text{m}$;
- ⑤大型浮游生物(macrop plankton): $2000 \mu\text{m} \sim 20 \text{mm}$;
- ⑥巨型浮游生物(megaloplankton): $> 20 \text{mm}$ 。

根据上述按大小区分的类别,微微型浮游生物几乎全部是细菌浮游生物,微型浮游生物几乎全是微型的浮游植物和原生动物[(有的将微微型的和微型浮游生物中 $< 5 \mu\text{m}$ 的种类统称为超微型浮游生物(ultraplankton))].小型浮游生物包括浮游植物也包括浮游动物,中型浮游生物基本是后生浮游动物,而大型和巨型浮游生物则几乎都是大型浮游动物。应该说明,上述类别的大小范围是比较人为的划分,但是,它有重要的生态学意义。因为摄食浮游生物的动物有特殊的摄食方法,适于摄取一定大小范围的食物,因此,在研究海洋食物链能流时,按大小划分是有重要意义的。近年来,海洋生态系统研究中的粒

径理论和微食物网结构有了新的发展,并把粒径谱发展为生物量谱和能量谱,更准确地反映海洋生态系统各营养级间的关系,有利于不同海域生态系统之间的比较(见第八章第四节),这一重要发展适用范围已扩展到底栖生物。

按浮游生活阶段在生活史中所占时期长短分:

①终生浮游生物(holoplankton):大多数浮游生物属于这一类。

②阶段浮游生物(meroplankton):即在生活史的某一阶段(一般为幼体阶段)营浮游生活,成体则营底栖生活,特别是在热带、亚热带沿岸浅海区常见。

③偶然浮游生物(tychoplankton):这类原非浮游生物,仅有时(如夜晚)短暂地离开底层营浮游生活,如涟虫类、糠虾类、等足类和介形类等底栖动物。

(二) 浮游植物主要类别

单细胞浮游植物是海洋生态系统最主要的自养生物,包括硅藻、甲藻、蓝藻、金藻、绿藻、黄藻等(图 2.4)。

硅藻类(diatom)是很重要的一类浮游植物,细胞具有硅质外壳(上、下壳),细胞较大($2\sim 200\ \mu\text{m}$,个别可达 $1000\ \mu\text{m}$),单个细胞或组成链状。硅藻广泛分布于世界各海洋,在温带和高纬度海区以及沿岸和上升流区最为丰富,是很多浮游动物和植食性鱼类的食物。浮游种类(圆心硅藻目 Centricae)超过 1000 种,最常见的属是角毛藻(*Chaetoceros*)、圆筛藻(*Coscinodiscus*)、骨条藻(*Skeletonema*)和海链藻(*Thalassiosira*)等。硅藻通常是进行简单的无性繁殖,分裂后母细胞下壳成为子细胞上壳,并各自重新形成一个略小的下壳。经过多次无性分裂后细胞逐渐变小至其临界值,这时可以通过有性繁殖产生复大孢子(auxospore),细胞重新恢复到原初大小(有性繁殖并非以细胞变小作为必要条件)。某些硅藻,特别是沿岸性种类在环境条件不利时会出现原生质收缩,并被一硬壳包裹,形成休眠孢子(resting spore)沉至海底,当有利的环境条件出现时再萌发成正常的浮游细胞。

甲藻类(dinoflagellate)或称腰鞭毛藻类,也是一类很重要的浮游植物。大多数甲藻细胞壁有原生质分泌的相当坚厚的表质膜,其上排列着若干纤维素壳板,壳板以横沟分成上、下壳,在细胞腹面有一条纵沟,2 条鞭毛分别环绕横沟和从纵沟伸向后端,如角藻(*Ceratium*)、膝沟藻(*Gonyaulax*)等。有的种类细胞裸露,无坚厚的表质膜和壳板(但仍有横沟和纵沟),如裸甲藻(*Gymnodinium*)。另有少数甲藻没有横沟和纵沟,细胞壁由左右两壳瓣组成,细胞前端生出 2 条鞭毛,如原甲藻(*Prorocentrum*)。甲藻通常通过简单的无性分裂形成两个等大的子细胞,这种繁殖方式可在环境条件有利时使种群迅速增长。

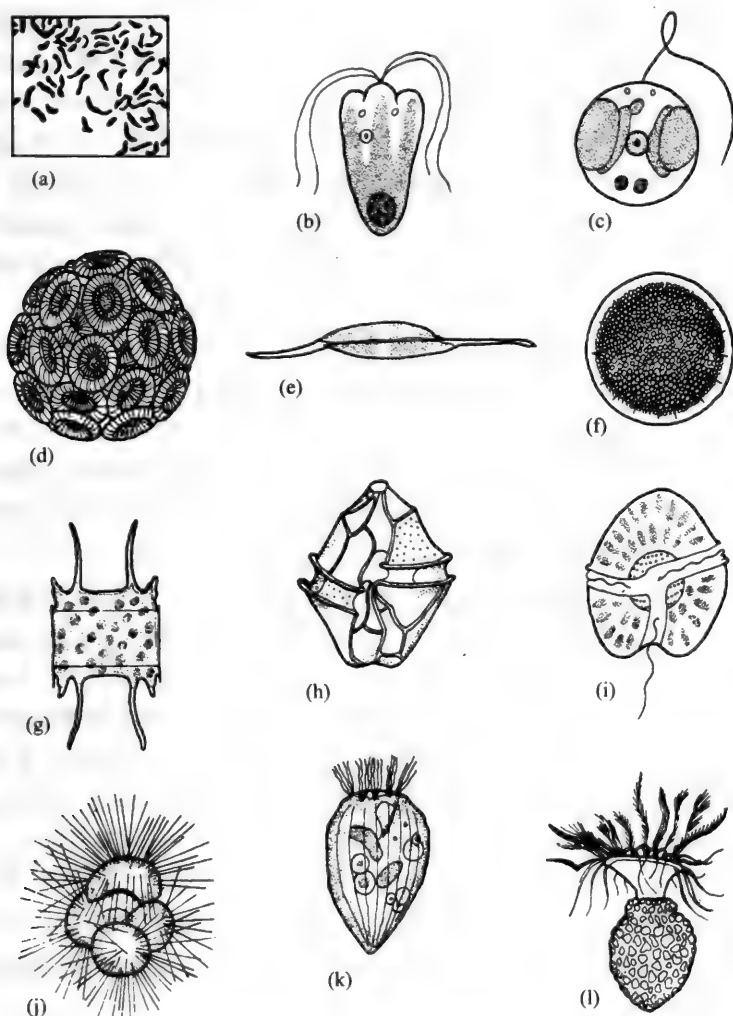


图 2.4 浮游生物的超微型、微型及小型代表(引自 Barnes & Hughes 1982)

a)细菌;(b和c)鞭毛类;(d)颗石藻;(e~g)硅藻;(h~i)甲藻;(j)有孔虫;(k)纤毛虫;(l)砂壳纤毛虫

在条件不利时可形成厚壁的休眠细胞(包囊期)沉入海底(可达数年),当环境改善时再萌发成游动细胞。有些甲藻也进行有性繁殖。甲藻过度繁殖时可形成甲藻赤潮,很多种类(如裸甲藻、亚历山大藻 *Alexandrium*)会分泌甲藻毒素。

甲藻广泛分布于世界各海区,通常在夏、秋季硅藻水华衰退之后大量出现。由于甲藻多数能昼夜垂直移动,白天在表层进行光合作用,晚上向有较高

营养盐含量的深处移动,因而在贫营养的热带、亚热带层化水域中数量丰富。

金藻类(Chrysophyta)在海洋中的种类较少,最重要的是球石藻类(Coccolithophorids),细胞具2根鞭毛(生活史有无鞭毛期),个体多小于20 μm ,细胞壁具钙化球石。球石藻分布较广,但多数生活于较温暖的海区,并且可适应较低的光照条件。有的种类在清澈的热带大洋区100 m左右深处有最大丰度。球石藻死亡后其石灰质壳沉入海底,形成生物性沉积物。金藻类中的等鞭金藻(*Isochrysis*)细胞壁不具石灰质小板,常被人工培养作为海洋经济动物幼体的饵料。

硅鞭藻(Silicoflagellate)是另一类金藻,细胞有硅质骨针(siliceous spicule)的内“骨骼”,个体大小范围为10~250 μm ,通常出现在较寒冷的水域。

原核自养生物(photosynthetic prokaryote)的颤藻(*Oscillatoria*)是人们较熟悉的一类蓝藻,细胞可上下相连成单条长藻丝,有时这些藻丝成群结团,直径可达数毫米。颤藻最重要的生态特征是能利用溶解气态氮(N_2),由于具有固氮能力,因而是氮营养盐缺乏的热带水域的重要自养生物。

海洋中有一些细胞裸露和不具鞭毛的微细原核自养生物蓝细菌(Cyanobacteria)称为蓝绿藻(blue-green algae)或蓝绿菌(blue-green bacteria)。其中聚球菌(*Synechococcus*)是很重要的属,其个体很小(约0.5~1.5 μm),数量很丰富,广泛分布于温带和热带大洋和沿岸透光层,甚至在南极海区也有发现(宁修仁 1997a)。在热带和温带海区,其丰度可达 10^6 个/ cm^3 。据报道,在世界大多数海区,它对浮游植物总生物量的贡献达20%,是微型原生动物的重要食物来源。新近发现的原绿球菌(藻)(*Prochlorococcus*)其个体更小(粒径仅0.6~0.8 μm),在大洋区和沿岸区均有出现,其数量也很丰富,与上述聚球菌不相上下。应当指出,对这些过去未被发现或忽略的极微细自养生物的生物量、生产力及能流特点的研究是当前海洋生态系统研究的重要前沿课题之一。

(三) 浮游动物主要类别

浮游动物种类繁多,生态学上比较重要的有:

1. 原生动物(protoist)

是一类最小的、具有重要生态学意义的单细胞浮游动物,包括鞭毛类、有孔虫类和纤毛类原生动物。其中腰鞭毛虫类(dinoflagellate)包括完全异养的种类和部分异养的种类(自养的种类已在前面“甲藻类”中介绍)。完全异养的

种类主要摄食细菌或硅藻及其他鞭毛虫和纤毛虫,多数种类仅几微米至几十微米。夜光虫(*Noctiluca scintillans*)是最常见的大型种类(直径可达1 mm以上),常在近岸高度密集甚至形成赤潮。夜光虫摄食小型浮游动物(包括鱼卵),也摄食硅藻和其他浮游植物。

另一类称为动鞭类(zooflagellate)的鞭毛生物是不具叶绿素和其他植物色素的严格意义上的异养生物。虽然它们个体都很小(典型的仅2~5 μm),但有很高的潜在增殖率,在适宜条件下能大量繁殖,细胞数量可占微型浮游动物的20%~80%,是那些摄食小型生物的浮游动物的重要食物来源。

有孔虫类(foraminifera)原生动物的特点是具有分室的钙质壳,伪足从壳孔伸出。大多数营底栖生活,浮游种类仅40种左右,个体大小从30 μm 至几毫米。以伪足捕食,食物包括细菌、浮游植物或小型浮游动物,广泛分布于40°N~40°S之间的海区,通常生活在1000 m水柱中。有孔虫死亡后壳体下沉,大量沉积于海底,形成有孔虫软泥(foraminiferan ooze)。

浮游的纤毛虫类(ciliate)是广泛分布于世界各海区、数量丰富的原生动物。纤毛是其运动和摄食胞器,以细菌、浮游植物和动鞭毛虫为食。砂壳纤毛虫(Tintinnids)是其中最为重要的一类,种类数超过1000种。这类原生动物个体大小约为20~640 μm ,具有蛋白质组分的花瓶状外壳(由于这种外壳能降解,因此不会堆积在沉积物中),主要摄食浮游硅藻和鞭毛藻。在沿岸区,砂壳纤毛虫可消耗浮游植物产量的4%~60%,其本身又是很多中型浮游动物的食物对象,所以这类原生动物也具有重要生态学意义。

2. 浮游甲壳动物(crustacean plankton)

这是一类重要的浮游动物,除包括许多终生浮游种类外,还包括偶然浮游种类和阶段浮游种类。桡足类(copepoda)是浮游甲壳动物的最主要类别(图2.5 a),其中完全营浮游生活的哲水蚤目(Calanoida)有1800种左右,广泛分布于各类海区,通常占网采浮游动物的70%以上。哲水蚤幼体分节明显,绝大多数种类身体分为前体部(头部和体部第一节愈合而成,具有2对触角和4对口器)、中体部(分节并各有成对游泳肢)和后体部(分节、但无附肢),体长很少超过6 mm。好多种类以浮游植物(特别是硅藻)为生,肉食性种类摄食各种小型浮游动物,也有杂食性种类。雌雄异体、受精卵孵化后经无节幼体、桡足幼体期(共12次蜕皮)才成为成体。桡足类中的剑水蚤目(Cyclopoida)的触角和后体部的分节与哲水蚤略有不同,种类也超过1000种,主要生活在底栖藻类和沉积物中,浮游种类仅250种左右。猛水蚤目(Harpacticoida)多为小型种类(体长<1 mm),主要是沿岸底栖种类,仅少数营完全的浮游生活。

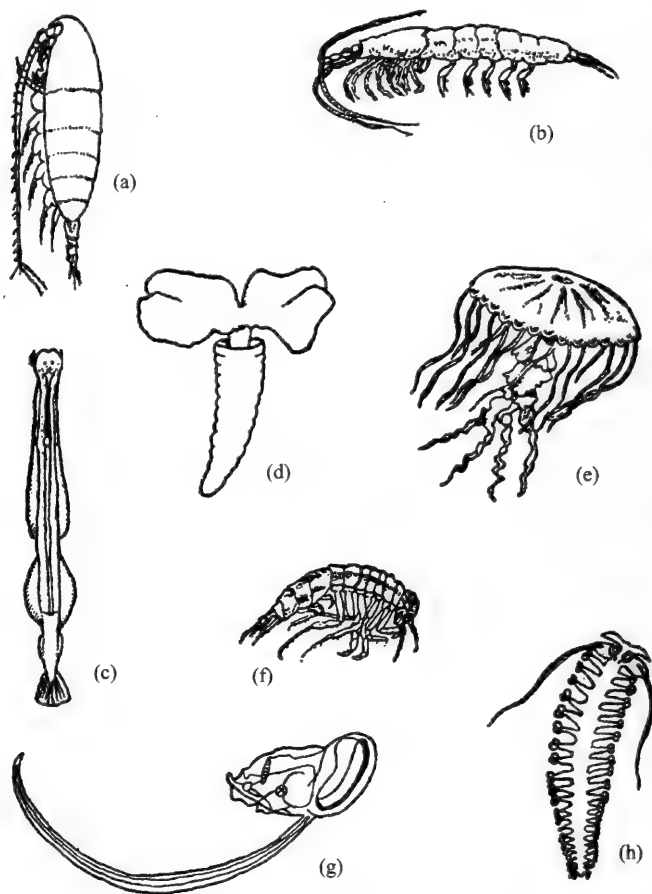


图 2.5 大型及巨型浮游生物的代表(引自 Barnes & Hughes 1982).

(a) 桡足类; (b) 磷虾; (c) 毛颚动物; (d) 翼足类; (e) 水母; (f) 蛭类; (g) 有尾类; (h) 多毛类

磷虾类(euphausiids)是海洋浮游高等甲壳动物,体长多数为 15~20 mm,大的种类可达 60~80 mm。外形类似小虾,但具有指状足鳃(podobranchia)和发光器(phrophore),胸肢完全相似,没有分化为颚足(图 2.5 b)。磷虾分布很广,是北太平洋和北大西洋以及南极海区的重要浮游动物。这种动物属杂食性种类,摄食浮游植物、小型浮游动物和碎屑,其本身是鱼类和须鲸类的主要食物。南极磷虾(*Euphausia superba*)数量非常丰富,是其他较大型动物的食物,也是很有前景的商业开发对象。

端足类(amphipods)中的蛭亚目(Hyperiidea)是真正营浮游生活的种类。主要特征是身体两侧扁平、分节明显、没有背甲、复眼发达(图 2.5 f)。它们常

以其他浮游甲壳类、幼鱼及腔肠动物为食,而本身则是鱼类的食物。有些端足类常与胶质浮游动物(如水母)营共生(或拟寄生)生活,有的种类可作为水团、海流的指标种。

樱虾类(Sergestidae)体形也与普通虾类相似,分为头胸部(背甲覆盖)和腹部。樱虾类种类不多,但数量大,也是鱼类的食物对象,有的种类(如毛虾)是直接捕捞对象。

其他浮游甲壳类还有枝角类(Cladocera)、介形类(Ostracoda)、糠虾类(Mysides)、涟虫类(Cumacea)、等足类(Isopoda)等。其中多数种类属底栖生物,浮游种类较少。海洋枝角类种类较少,而糠虾类、涟虫类和等足类等浮游的种类也不多。

3. 水母类(Medusae)和栉水母类(Ctenophores)

水母类是重要的肉食性浮游动物。其种类多、数量大,广泛分布于大洋和沿岸区。水母身体柔软、透明,含有大量水分,具有触手(tentacle)和独特的刺细胞(nematocyst)用于捕食各种浮游动物。多数水母类生活史中具有无性底栖阶段的水螅型(无性世代)和浮游的水母型(有性世代)的世代交替。多数水母个体大小为数毫米,最大的北极霞水母(*Cyanea capillata*)其伞径 300~500 mm,最大的可达 2 m 左右。有些水母是渔业捕捞对象(如海蜇),还有的水母可作为海流指标种(图 2.5 e)。

栉水母类身体也是柔软透明的,但没有刺细胞(除个别种外)和世代交替,具有栉板(活动器官)和黏胞(用于捕食),因此分类上另立一门。有的栉水母(如侧腕水母 *Pleurobrachia*)身体两侧有细长触手,有的种类(如瓜水母 *Beroë*)没有触手,用宽大的口吞咽食物。栉水母基本上都是肉食性种类,摄食小型浮游动物、贝类虾类幼体和鱼卵、仔鱼等。

4. 毛颚动物(chaetognath)

又称箭虫(arrow worm),身体长形、较透明,体长不超过 4 cm,前端具有颚刺(捕食器官),全部海生(图 2.5 c)。毛颚动物虽然种类不多,但其分布很广(从寒带海区至热带海区,从表层至上千米的深海),而且数量大。这类动物也是肉食性种类,常在水中“静止不动”,在食物对象未觉察时突然袭击;对食物没有选择性(依海区食物对象的丰度而变化),主要捕食桡足类和其他浮游动物以及仔、稚鱼。它们本身是很多鱼类的食物,有的种类可作为海流、水团的指示生物。

5. 被囊动物有尾类(spendicularians)

也称幼形类(larvaceans)是一类小型、透明的浮游动物,身体分为体部和尾部,尾部比体部长得多(图 2.5 g)。其显著特征是有“胶质住屋”(mucoid house),体部通常仅数毫米长,而住屋可长达 5~40 mm。尾部运动产生水流引入食物(微型浮游生物和细菌)至口部。由于过滤食物过程中引起的阻塞和住屋膨胀,因而经常抛弃旧住屋,分泌新住屋(可在几分钟内完成),海水中这种被抛弃的住屋数量很大,可达 1000 个/ m^3 ,是形成海雪的基础。有尾类生长快速,世代时间短(1~3 周),分布于各海区,在沿岸和大陆架水域最多,密度可达 1000 个/ m^3 。

海樽类(Thaliacea, Salps)是另一类浮游被囊动物,其身体具透明的胶质囊,呈酒桶状,两端是进、出水孔,生活史有世代交替现象。其食物粒径约 1 μm ~1 mm,包括浮游植物和细菌。由于这类动物经常密集分布,并且有很高的摄食率(可比桡足类的清滤率高数百倍),对食物的大量消耗可导致周围海水中的微小生物密度大为降低。海樽类(如纽鳃樽、火体虫及海樽等)是热带外海区浮游动物的重要成员。

6. 其他浮游动物

翼足类(pteropoda)和异足类(heteropoda)是终生营浮游生活的软体动物,其外壳退化或缺如以适应浮游生活,多生活在海洋表层。轮虫类(Rotatoria)在海洋中的种类较少,主要分布在沿岸低盐海区,在环境条件有利时可进行快速的孤雌生殖,常被大量培养作为养殖鱼、虾、蟹的幼体饵料。此外,多毛类中的少数种类也营浮游生活,浮蚕(*Tomopteris*)是其中重要的属(图 2.5 h)。值得提出的是,多数底栖动物的浮游幼体以及鱼卵、仔鱼等阶段性浮游动物也是浮游动物的重要组成。

(四) 漂 浮 生 物

漂浮生物(neuston)特指那些生活在海水最表层中和表面膜上的一类生物(图 2.6),又称海洋水表生物。它包括水漂生物(pleuston)、表上漂浮生物(epineuston)和表下漂浮生物(hyponeuston)三种类型,由硅藻、腔肠动物、软体动物、甲壳动物等门类中的一些成员组成。对漂浮生活具有独特的适应机制,如僧帽水母有充满气体的浮囊体;海蜗牛可捕捉气泡;海神鳃能吞入空气,在胃中形成气泡;船蛸具轻薄如纸的贝壳,壳内腔可保持气体等。海蝇等表上漂

浮生物则受海水表面张力的支持,能有效地控制自己在海表面上运动。这类生物在 20 世纪 60 年代以来已被列为专门的生态类别进行较为系统的研究。

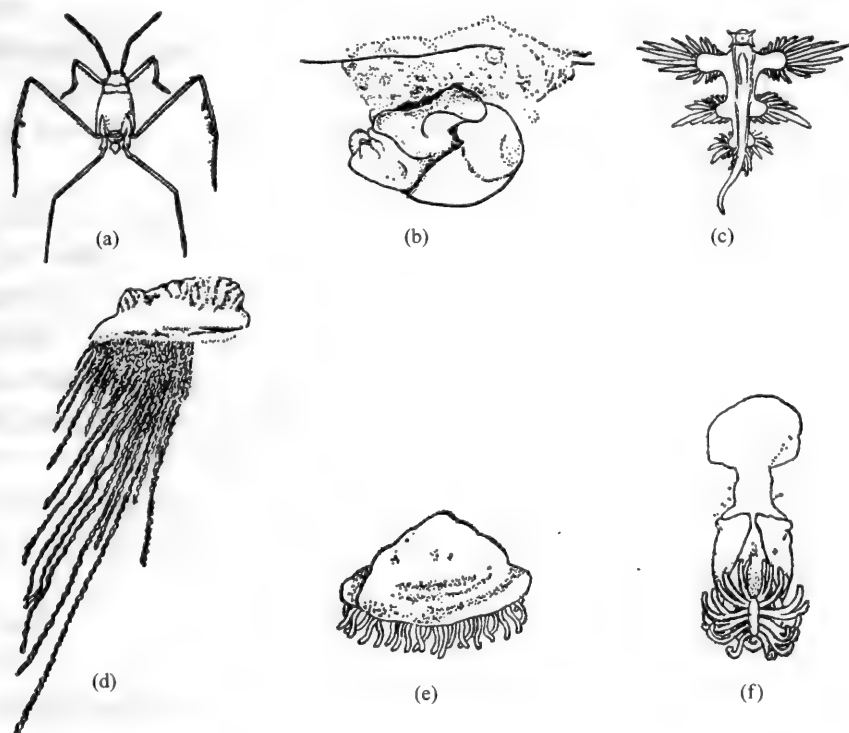


图 2.6 漂浮动物的代表(引自 Barnes & Hughes 1982)

(a)海蝇;(b)海蜗牛;(c)海神鲣;(d)僧帽水母;(e)帆水母;(f)茗荷

二、游泳生物

(一) 概 述

游泳生物(自游生物)(nekton, necton)是运动器官发达、游泳能力很强的一类大型动物,包括海洋鱼类、哺乳类(鲸、海豚、海豹、海牛)、爬行类(海蛇、海龟)、海鸟以及某些软体动物(乌贼)和一些虾类等。从种类和数量上看,鱼类是最重要的游泳生物,也是海洋渔业捕捞的主要对象。游泳生物大部分是肉

食性种类,草食性和碎屑食性的种类较少,很多种类是海洋生态系统中的高级消费者。

游泳动物需要在很大空间内寻找食物,同时在静止时也需要克服重力的影响,因此是水层物种中能量需求量最大的种类。

游泳动物在水中运动时,必然要克服水介质对其身体的阻力,它们在体型上通常都具有鱼雷形(流线型)的身体,这种体形在运动时遇到的阻力最小。一些海洋哺乳类身上的毛消失或变短、乳腺扁平,都有减少运动阻力的作用。这是动物在进化的历史过程中适应环境的结果。

游泳动物停止运动时为了保持身体的漂浮状态,必须具备某些浮力适应机制,大部分鱼类具气鳔,其体积约占身体体积的 5%~10%,它们能调节气鳔内的气体含量,从而使身体得以保持悬浮在一定的水层里。进行空气呼吸的游泳动物,具备肺这种充气腔,有助于保持浮力。有的鱼类(如鲨鱼)是在体内增加脂类物质,这些比海水轻的物质可沉积在肌肉、内部器官和体腔等部位。例如,鲨鱼的脂类物质主要贮存在肝脏,而海洋哺乳动物的脂类物质通常是贮藏在皮下(脂肪层),不仅可增加浮力,而且可减少身体热量散失。

很多海洋游泳动物有周期性的洄游(migration)习性,洄游通常包括下述三种类型,它们往往代表游泳动物生命过程中的三个主要环节,或性成熟后年生活周期的三个主要阶段:

1. 产卵洄游(spawning migration)

产卵季节前集群游向产卵场的洄游。根据产卵场所的不同,又分为:①由外海向近岸浅海的洄游,如我国北方的对虾、小黄鱼、鲈鱼等,每年春季洄游到黄海北部和渤海湾内产卵。②溯河洄游,由大海游向河口并溯河而上到适宜的产卵场产卵,如鲑鱼、鲟鱼等都有溯河洄游的习性。随后幼体洄游到海洋继续成长至成体。成体产卵后有的死亡(如太平洋鲑),有的可再次进行洄游(如大西洋鲑)。③降海洄游,成体大部分时间在淡水中度过,性成熟后向河口移动,聚集成群游向深海产卵,然后死去,如美洲鳗鲡和欧洲鳗鲡的产卵洄游。

2. 索饵洄游(feeding migration)

为寻找或追逐食料所进行的洄游,在产卵后的亲体群和性成熟前的群体表现得较为明显。例如,鲸在温带水域生殖,越冬后夏季游向南大洋或北冰洋索饵。太平洋金枪鱼也有索饵洄游习性。

3. 越冬洄游(overwintering migration)

主要是暖水性游泳动物的一种习性,通常是在晚秋和初冬水温下降时集群游至适于过冬的海区。如我国黄、渤海的小黄鱼总是游向海底水温较高的济州岛附近越冬。

(二) 游泳动物的主要类别

1. 鱼类

鱼类是海洋中最重要的游泳动物,在分类上包括以下三个纲:

(1) 圆口纲(Cyclostomata)

属最古老种类,如七鳃鳗和盲鳗,口部为吸盘环绕,体壁类似鳗鲡,无鳞片。七鳃鳗是寄生性种类,用吸盘吸附在其他鱼类体上进行摄食。圆口纲现存 50 种左右,有的能生活在淡水中。

(2) 软骨鱼纲(Chondrichthyes)

软骨鱼类也称板鳃鱼类,其特征是软骨,无骨鳞,如鲨、鳐和魮,现存大约 300 种。鲨鱼是其中最重要的种类,多为捕食性,不过,鲨鱼中个体最大的姥鲨(*Cetorhinus maximus*)和鲸鲨(*Rhincodon typhus*)却是食浮游生物的种类(用特化的鳃耙过滤浮游生物),其长度分别可达 14 m 和 20 m 左右。鳐身体侧扁,多生活在底层,捕食底栖动物,其中的大型种类蝠鲼是食浮游生物的(图 2.7)。

鲨和鳐通常行体内受精,只产生少量的大型卵,大多数的鲨鱼和所有的魮产出的是幼鱼;鳐产的卵则有保护袋(黏附在基质上),几周或几个月后才孵出幼体。这种繁殖方式的特点是生殖率低,但后代的成活率高(见第四章“K 选择、r 选择”的内容)。

(3) 硬骨鱼纲(Osteichthyes)

硬骨鱼类具有硬骨骼,现存海洋鱼类多属这一纲(图 2.7),约有 2 万多种。硬骨鱼类的食性包括食浮游生物者和食鱼者,前者如鲱鱼、沙丁鱼和鲱鱼,体型较小,由于处在较低的营养级,所以产量很高。大型鱼类(如鳕鱼)幼体可摄食浮游生物,成体则捕食其他鱼类。大型的大洋鱼类(如金枪鱼和鲭科鱼类)则属食鱼的种类。一些底栖鱼类(如舌鳎)只摄食底栖生物(蛤、蠕虫和

甲壳类),另一些底栖鱼类(如鲾、鲆)则摄食小鱼。珊瑚礁鱼类比较特殊,适应于摄食珊瑚虫和珊瑚礁的其他生物。

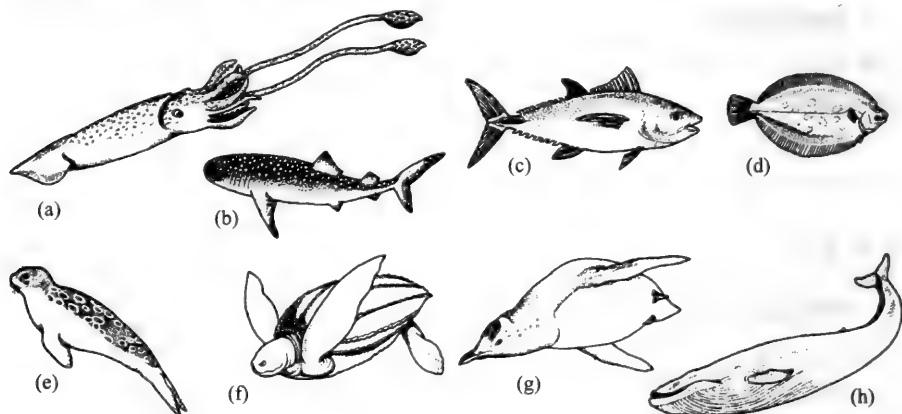


图 2.7 游泳动物的代表(引自 Barnes & Hughes 1982)

(a)乌贼;(b)鲨鱼;(c)金枪鱼;(d)鲆;(e)海豹;(f)海龟;(g)企鹅;(h)鲸

生活于海洋中层(300~1000 m)的鱼类有 1000 多种,其中大多数种类个体较小(25~70 mm),其中有 300 多种巨口鱼类(图 2.8),具典型的大颚,上有很多尖齿,捕食浮游动物、乌贼和其他鱼类。很多种类的消化器官伸缩性很强,可容纳大型猎物。另一类是灯笼鱼,有 200~250 种。以上两种鱼类都具有发光器,有共生的发光细菌,发出的光作为诱饵、寻找猎物或配偶用。

深海(超过 1000 m 深)的鱼类较少,其中主要是鮟鱂鱼类,同样有发光器,有些鮟鱂鱼的雄体附着在雌体上。

绝大多数硬骨鱼类是体外受精,并产生很多浮游性卵,幼体构成季节性浮游生物。

2. 其他游泳动物

(1) 甲壳类

绝大部分商业性捕捞的甲壳类是底栖的虾、蟹。南极磷虾(*Euphausia superba*)游泳能力相对较强,所以有时候也将它归入营游泳生活的甲壳类,估计其潜在年渔获量至少为 2500 万~3000 万 t,目前仅少量捕捞。另一种太平洋磷虾(*Euphausia pacifica*)集群性很强,也被捕捞,日本每年约捕捞 6 万 t。

(2) 头足类

鱿鱼是最重要的头足类游泳动物,占头足类总捕捞量的 70%,而且人们

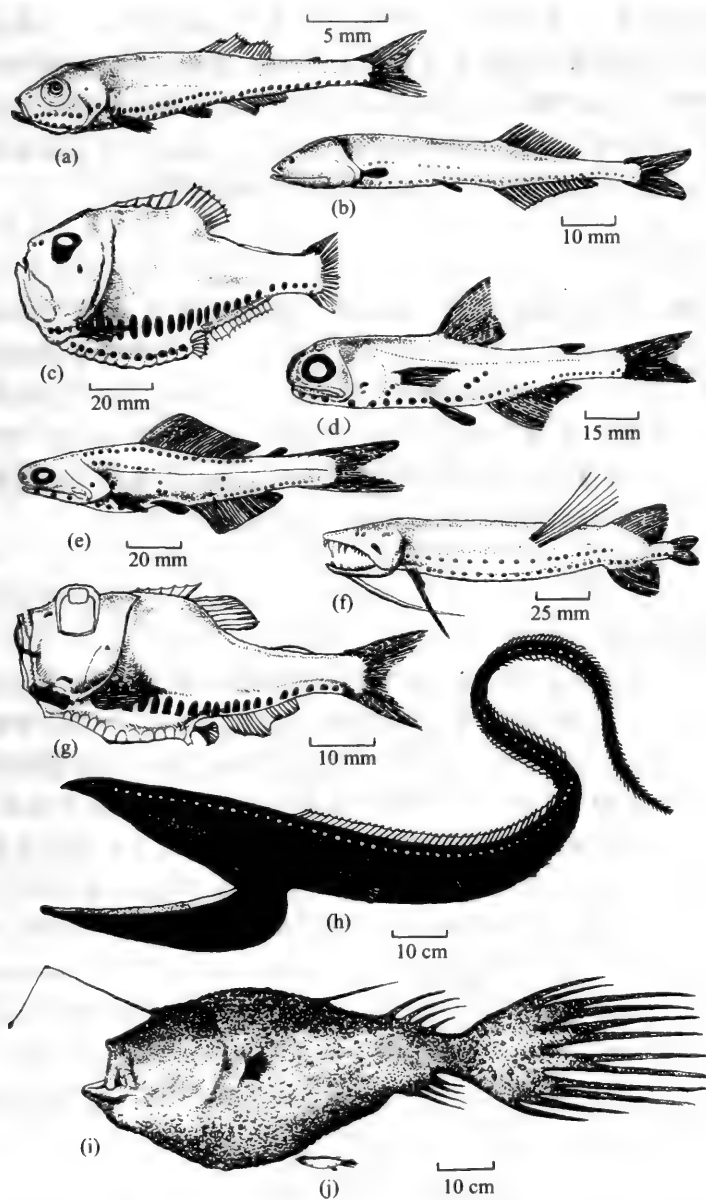


图 2.8 中层鱼类(a~g)和深海鱼类(h~j)(引自 Lalli & Parsons 1997)

(a)长尾串灯鱼;(b)圆帆鱼;(c)银斧鱼;(d)灯笼鱼;(e)珍灯鱼;(f)深巨口鱼;

(g)长银斧鱼;(h)宽咽鳗;(i)长杆角鮟鱇(雌);(j)长杆角鮟鱇(雄)

认为还有捕捞潜力,不过对它的生物学和生态学了解还不多。乌贼也是主要的头足类,其食量很大,可以大量捕食各种动物,据说其深海种类的个体可能是最大型的无脊椎动物。有些国家曾使用大型流网捕捞乌贼,1989年日本、朝鲜和我国台湾省在太平洋的渔获量达30万t,但是这种作业非选择性的将其他一些鱼类、哺乳类、鸟类等也被一并捕杀,现已被禁止。

(3) 海洋爬行类

海洋爬行类包括海龟、海蛇、蜥蜴等。海龟(有8种)通常生活在热带海域,有的在外海捕食水母或鱼类,有的摄食浅水的海草,但都要回到海岸沙滩筑巢产卵。这些卵有相当部分被天敌捕食和人类采收,孵出的幼龟在返回海洋途中也可能被鸟类、蟹类捕食,因此海龟已成为一种濒危种类。海蛇有60种左右,生活在印度洋和太平洋的温暖浅水区。海蛇有毒牙喷出毒液以杀死小鱼或乌贼作为食物,海蛇的蛇毒有重要的潜在药用价值。

(4) 海洋哺乳类

海洋哺乳类有3个目:

①鲸目:鲸目约有30多种,包括鲸和海豚,其中有的种类体长可达30m,是迄今生活的最大型动物。鲸类中的须鲸亚目多数有鲸须(或鲸骨特化的角质板)来滤食浮游动物;不过,有的种类也能捕食较大型的鱼类或吮食底栖动物。一些大型须鲸(如灰鲸、座头鲸)冬季在热带海域产仔(温度较高,子代生长快),冬季游向极地摄食(冷水环境中的夏季食物丰度大大超过热带海区)。齿鲸亚目则没有鲸须,但有牙齿,包括除须鲸外的其余鲸类、海豚和小型齿鲸。齿鲸类是凶猛性捕食者,其中的虎鲸甚至可捕食其他海洋哺乳动物。

鲸类每年消耗的食物量是很惊人的,有的海区(如乔治滩)每年鲸类消耗的食物大大超过商业渔获量,南极须鲸在商业性大量捕杀使种群下降之前,每年捕食的磷虾数量竟相当于人类全部渔获量的2倍。

②鳍足目:包括海豹、海狮和海象,鳍足目与鲸目不同,是在陆地(或浮冰上)集群产仔和休息,大多数分布在南北极海域。

③海牛目:海牛最大的特点是以摄食大型藻类为生,所以分布于近岸浅水区和河口湾。海牛也因被人类捕杀而数量大减,其中斯特勒海牛(*Hydrodamalis gigas*)已于1768年灭绝。

(5) 海鸟

海鸟(与海洋爬行类和哺乳动物一样)也是由陆地种类演化而来,目前大

约有 260~285 种,它们在海上生活、觅食,但却在陆地筑巢产卵。海鸟演化出很多捕食不同类型猎物的适应方法,主要反映在嘴和翅膀的结构上,以适应分别捕食表层及较深处的浮游动物、鱼类和其他动物。虽然海鸟分布于世界各海域,但主要群体集中于高生产力海区。南极企鹅是最重要的种类之一,估计有数百万只,那里有极为丰富的磷虾、鱼类等食物,南美西部海岸上升流高产区也是最著名的海鸟集居处。

很多海鸟有随海洋季节周期而经历迁徙的行为习性,而且其种类和数量也随食物丰歉而波动(秘鲁上升流区是最为典型的例子)。

三、底栖生物

(一) 底栖生物的主要类别

底栖生物(benthos)是由生活在海洋基底表面或沉积物中的各种生物所组成,海洋底栖生物种类繁多,底栖生物群落有多种生产者、消费者和分解者。通过底栖生物的营养关系,水层沉降的有机碎屑得以充分利用,并且促进营养物质的分解,在海洋生态系统的能量流动和物质循环中起很重要的作用。此外,很多底栖生物也是人类可直接利用的海洋生物资源。

由于底栖生境十分多样化,因此底栖生物是一个很大的生态类群,其种类组成和生活方式都比浮游生物和游泳生物复杂。

1. 底栖植物

底栖植物有单细胞底栖藻类、海藻和维管植物(表 2.1,图 2.9)。

表 2.1 底栖植物主要类别

单细胞植物	蓝藻细菌(蓝绿藻)
	硅藻类(羽纹硅藻)
	甲藻类
海 藻	绿藻类(如石莼、浒苔、仙掌藻)
	褐藻类(如海带、巨藻、墨角藻、马尾藻等)
	红藻类(如紫菜、石花菜、江蓠等)
维管植物	双子叶植物(如红树、秋茄、木榄、桐花树等)
	单子叶植物(如大叶藻、喜盐草、大米草等)

单细胞藻类生活在砂粒、泥滩或其他基底(如大型藻类叶片)的表面。它们的数量很大,是浅水区初级生产者的重要成员。甲藻有营自由生活的,也有

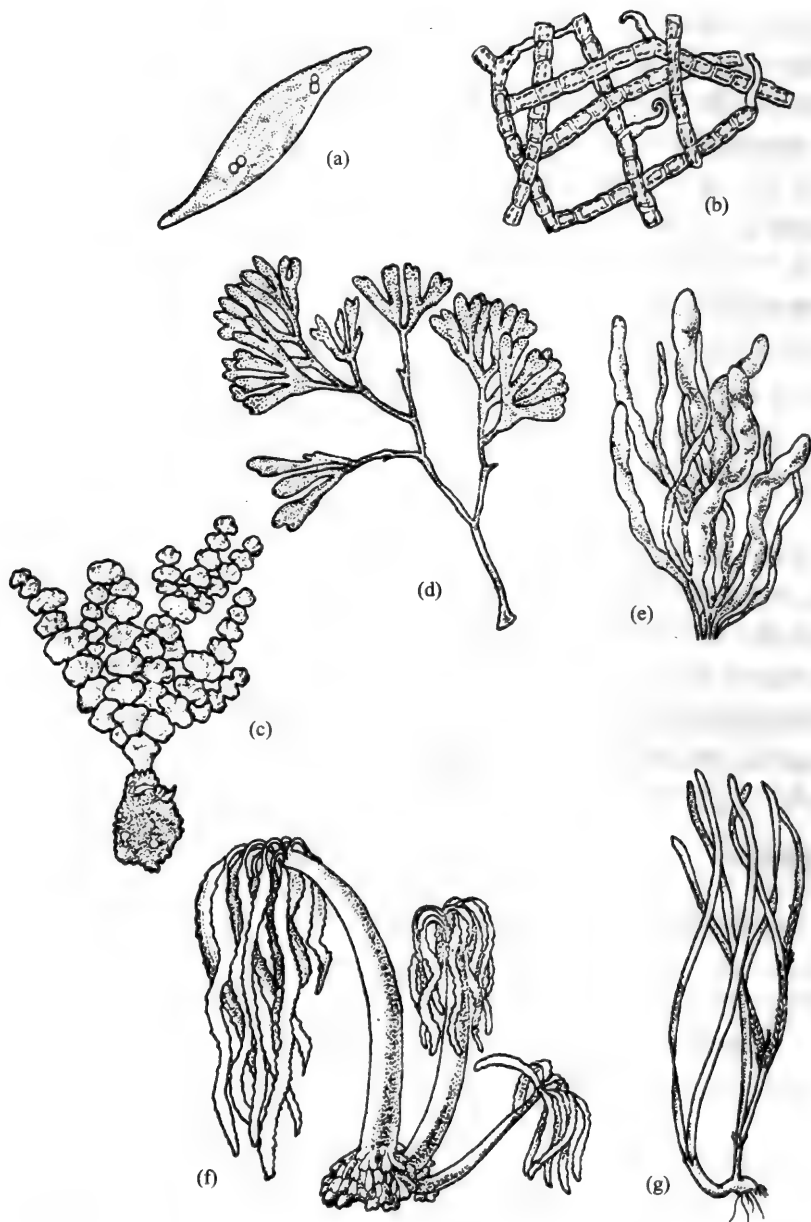


图 2.9 底栖植物的代表(引自 Barnes & Hughes 1982)

(a) 底栖硅藻; (b) 丛状藻类; (c) 珊瑚藻; (d) 墨角藻; (e) 浒苔; (f) 大型海藻 *Postelsia*; (g) 海草

与珊瑚虫共生的。微型蓝藻细菌在某些海区可年复一年地生长,形成岩石状的礁藻,与碳酸钙沉积形成连续的堆积层,每年沉积速率约为 0.5 mm。

大型海藻最常见的是生活在浅水区的绿藻,稍深处褐藻占优势,其中特别重要的是生活在温带海区硬质底上的巨藻,它们可形成大片的水下森林。红藻多生活在潮下带。海藻这种垂直分布格式与其含有不同色素对不同波长光的吸收与反射特性有关。不过,在潮间带也常见几种海藻混杂生活在同一层次,因此,海藻的分布也与环境(如波浪、干露影响)和动物的选择性摄食有关。海藻对分布的变化有生理适应性,例如,生活在浅水处的红藻具有大量类胡萝卜素,甚至使藻体呈褐色,这些色素的作用很可能是阻挡太强的蓝光。

红树是生活在热带、亚热带潮间带的双子叶被子植物,它们从潮间带向陆地方向延伸,依次生长着不同的种类。河口盐沼则以大米草这类盐沼植物占优势,红树植物与盐沼植物都属半陆生性质的植物。大叶藻这类海草则多集中于潮间带的下部,是完全海生的,只有少数几个种延伸到潮间带。

底栖单细胞植物和大型藻类都可以被海洋动物直接摄食,但大型藻类(沼泽植物和海草也一样)也形成大量的碎屑,被食碎屑的动物所利用。

2. 底栖动物

底栖动物包括各大分类单元(门、纲)的代表(表 2.2,图 2.10)。

表 2.2 海洋底栖动物主要分类类群和代表种类(引自 Lalli & Parsons 1997)

门	亚类群	普通名称/代表种
原生动物	有孔虫	有孔虫
	衣笠虫	—
	纤毛亚门	纤毛虫
海绵动物		海绵
有刺胞动物	水螅虫纲	水螅虫
(原名:腔肠动物)	珊瑚虫纲	海葵;珊瑚
扁形动物	涡虫纲	涡虫
线虫动物		线虫
纽形动物		纽虫
环节动物	多毛纲	多毛类蠕虫
	须腕动物	须蠕虫
	长管艳虫	长管艳虫(一种蠕虫)
星虫		星虫(花生蠕虫)
蛭虫		蛭虫(匙蠕虫)
半索动物	肠鳃纲	橡果蠕虫

续表

门	亚类群	普通名称/代表种
软体动物	腹足纲	蜗牛;裸鳃海牛
	瓣鳃纲	蛤类;贻贝
	多板纲	石鳖
	无板纲	无板动物
	掘足纲	角贝
	头足纲	章鱼
	海星纲	海星
棘皮动物	蛇尾纲	海蛇尾
	海胆纲	海胆;沙钱
	海参纲	海参
	海百合纲	锯羽枝;海百合
外肛动物		苔藓虫(地衣动物)
腕足动物		腕足动物
节肢动物(甲壳纲)	介形亚纲	介形虫
	桡足亚纲	剑水蚤;猛水蚤
	异足目	异足虫
	等足目	等足虫
	端足目	钩虾
	蔓足目	藤壶
	十足目	蟹;龙虾;虾
脊索动物	海鞘纲	海鞘;海喷虫

底栖动物中有的门类种类、数量很多,例如,软体动物有 5 万种,其中的瓣鳃类(双壳类)就有 1.5 万种,甲壳类已发现的有 3 万~4 万种,其他如环节动物(多毛类)、棘皮动物等都是很重要的底栖动物。统称蠕虫的一类底栖动物(线虫、扁形动物、星虫、缢虫等)的数量也很大,例如,海洋线虫有 4000 多种,在有的海区每平方米海底淤泥中竟有上百万条小型底栖线虫。

(二) 根据底栖生物与底质关系划分的生态类群

由于水底本身的物理性质,如岩石、砾石、沙滩、泥滩的区别,以及水底环境,特别是沿岸浅水海域光线、温度、波浪、潮汐、水流等理化因素的千变万化,这就促使生活在其间的有机体在形态构造、生活习性上的复杂变化。根据底栖生物与底质的关系,可以区分为底表、底内和底游 3 种生活类型:

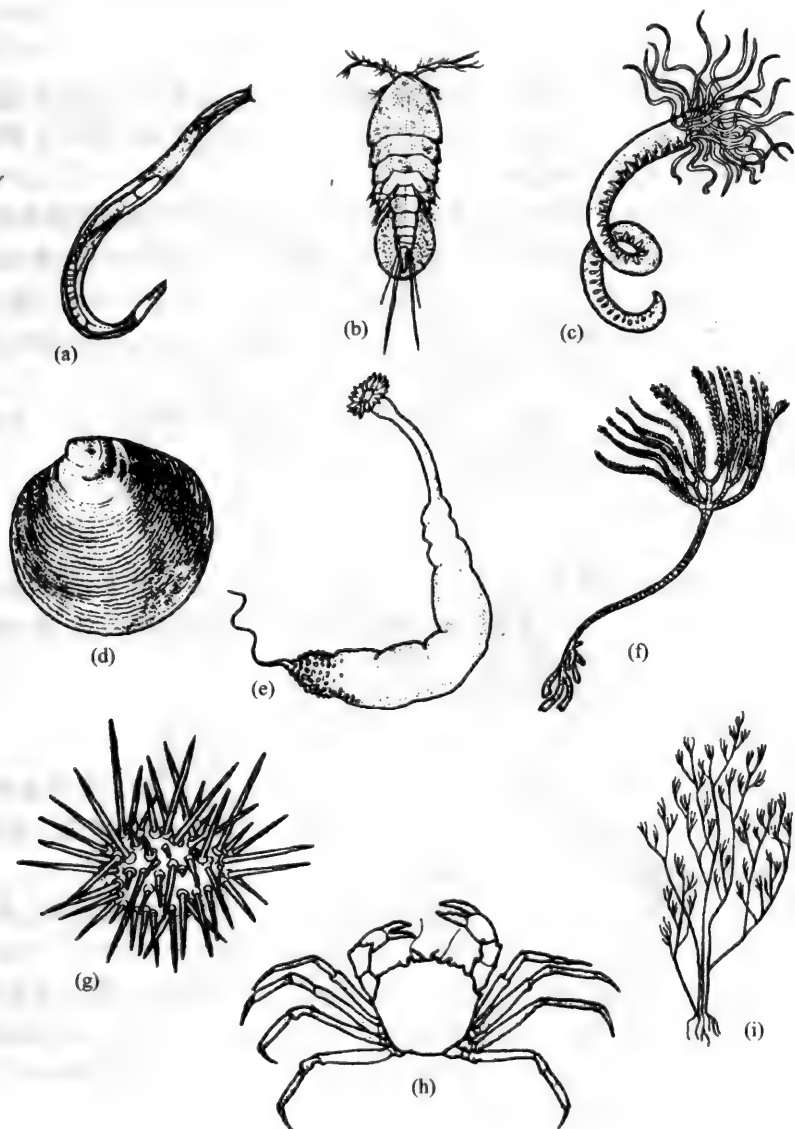


图 2.10 底栖动物的代表(一)(引自 Barnes & Hughes 1982)

(a)线虫;(b)猛水蚤类;(c)多毛类;(d)双壳类;(e)星虫类;
(f)柄海百合类;(g)海胆;(h)蟹类;(i)苔藓虫

1. 底表生活型

包括在各种底质上部营固着、附着和底表移动等生态类群。

(1) 固着生物

包括固定在基物上营固着生活的植物和动物。它们自孢子或幼体固着变态后,终生不再移动。固着动物包括几乎全部海绵动物、苔藓动物和大部分腔肠动物及其他门类的一些动物。

固着动物由于它们固着不动的生活方式,所以它们营被动的摄食方式,主要依靠海水流动带来的食物以供它们的营养;同时,它们的卵和幼虫也是依靠海流的携带而扩大它们的分布区域。因此,这类生物的分布和生活与海水的流动有密切关系,往往在流速大的海区种数和密度都较大,例如藤壶的幼体就有迎着水流附着而在静水中不附着的习性。

固着动物由于它们这种不活动的生活方式,引起了它们在形态上、生理上和生态上的一系列变化和适应。

(2) 附着生物

这类生物附着生长后仍可移动。例如贻贝、扇贝、珠母贝等,常以发达的足丝附着在基底上,这些附着的贝类,可以把旧足丝放弃稍作移动,再分泌新的足丝附着在新的环境。

(3) 匍匐动物

指栖居于水底表面稍能移动的动物。它们包括大部分腹足类软体动物、海星类、海胆类、一些蛇尾类和双壳类软体动物。它们一般都具有宽大基部和扁平的体型,以便在海底上保持平衡状态。

污损生物(fouling organism)过去也称周丛生物、固着生物或附着生物,系指附着在船底、浮标和一切人工设施上的动、植物和微生物的总称。污损生物是包括以固着生物为主体的复杂群落,其种类繁多,包括细菌、附着硅藻和许多大型的藻类以及自原生动物至脊椎动物的多种门类。据统计,世界海洋污损生物约 2000 种左右,我国沿海主要污损生物约 200 种,其中危害性最大的有藤壶、牡蛎、贻贝、盘管虫等种类。

2. 底内生活型

(1) 管栖动物

这类动物主要包括一些能分泌管子埋栖于沙泥中的种类。如有的沙蚕生活在“U”形革质管内,管外壁黏附砂粒和壳片,绝大部分埋入泥沙中,管的两端有开口,虫体终生栖居管中,身体中段疣足的腹肢变为腹吸盘吸住管壁;背

肢变为扇状体(或称鼓动器),可鼓动管内的水流动,这些变异是对管栖生活适应的结果。

(2) 埋栖动物(底埋动物)

栖息于泥沙中的一类动物,也包括挖洞穴居的动物,有多毛类环节动物、双壳类软体动物、部分甲壳动物、棘皮动物(海蛇尾)和部分脊索动物(柱头虫、文昌鱼)等(图 2.11)。

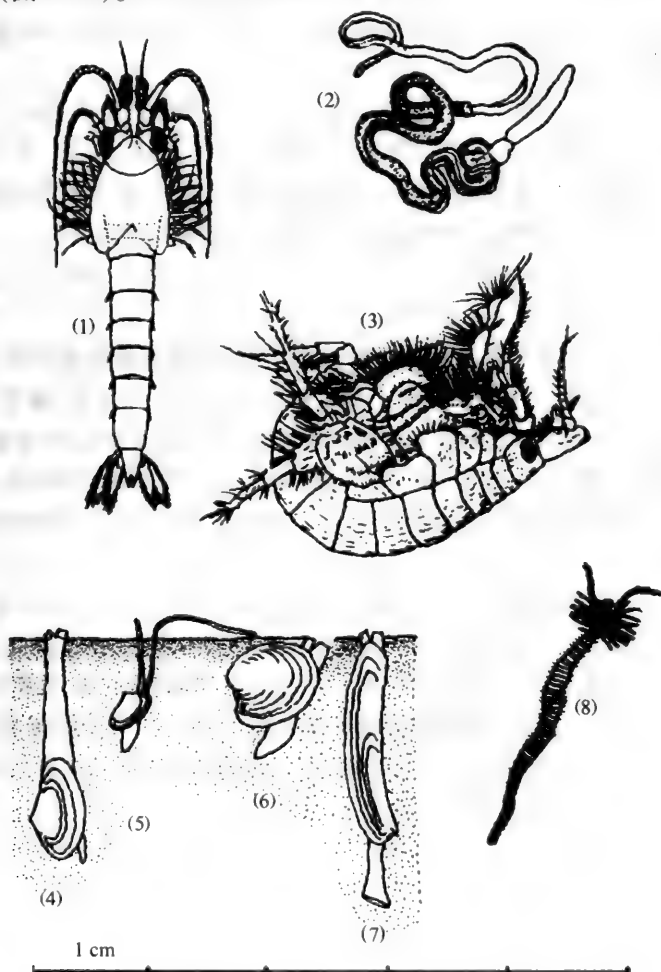


图 2.11 底栖动物的代表(二)(引自 Parsons et al. 1984)

糠虾[*Heteromysis* (1)]; 半索动物[*Saccoglossus* (2)]; 端足类[*Bathyporeia* (3)];
软体动物[*Mya* (4), *Tellina* (5), *Mercenaria* (6), *Ensis* (7)]; 多毛类[*Dodecaceria* (8)]

(3) 钻蚀生物(钻孔生物)

有些海洋生物具有特殊的机能,可以通过机械的或化学的方式,钻蚀坚硬的岩石或木材等物体,它们生活在自己所钻蚀的管道中,所以称为钻蚀生物。按照钻蚀物体的性质,又可分为两类:

①凿石类钻蚀生物:这类生物包括微小的藻类,乃至 10 cm 左右的动物(海笋 *Pholas*)。它们分布极广,通常钻蚀比较松软的岩石或贝壳(紫菜在其生活史上的果孢子阶段,就是钻蚀在贝壳上的);但个别种类(如某些软体动物),甚至可以钻蚀坚硬的花岗岩。

②钻木类钻蚀生物:这类生物包括一些等足类甲壳动物和双壳类软体动物,其中最有名的是双壳类软体动物中的船蛆科(*Teredinide*)。另一类凿木动物是等足类的蛀木水虱(*Limnoria lignorum*)和光背团水虱(*Sphaeroma retroavis*),前者是世界性广分布种,后者局限在暖海。

3. 底栖生活型

这是一类经常在水底游动的动物,它们具有较发达的运动器官(如附肢),具有一定的游泳能力。这类动物主要是水底生活的甲壳动物(蟹类、虾类和口足目等)和某些鱼类。水底游动物有各种各样的运动方法,甲壳动物在游泳时是利用胸肢(蟹类)或腹肢(虾类),这些附肢的动作和普通划桨相似,双壳类软体动物中的扇贝利用反射原理活动,它们把水从经常活动着的壳瓣下射出而移动。

以上的生活类型说明,大部分底栖动物活动范围很小,有的甚至固着不动。但是,它们也以不同方式发展着一些防御捕食者的适应机制。例如,藤壶、牡蛎、蛤类、螺类等很多种类坚固的石灰质外壳,海胆尖利的棘刺以及腔肠动物的刺胞,都有防御捕食者的作用。那些营底埋生活方式的种类,利用了沉积物的隐蔽作用,管栖沙蚕还具有革质管,钻蚀种类以钻蚀对象(木头、岩石)保护自己,天敌很难侵害它们。

(三) 根据个体大小划分的底栖类群

如同浮游生物一样,底栖生物按大小划分的类群在底栖系统的能流、物流研究中也有很重要的生态学意义(虽然国际上对它们的划分尚无统一规定)。在底栖动物的调查中常用不同筛网(几何级数系列)将收集的生物划分为以下三类:

①微型底栖生物(microbenthos):可通过 0.1 mm 的种类,包括细菌、微型藻类(滨海带)、原生动物。

②小型底栖生物(meiobenthos):可被 0.1~1.0 mm 筛网截留的种类,通常由少数较大的原生动物(特别是有孔虫)以及线虫、介形类、涡虫类、腹毛类和猛水蚤类组成,也包含有大型底栖动物(如多毛类、双壳类)的幼体。

③大型底栖生物(macrobenthos):不能通过 1.0 mm 筛网的类别。除在滨海带之外,大型底栖生物都是动物。

本章提要

1. 地球表面大部分(71%)被海水覆盖,海洋平均深度 3800 m,最深处超过 10 000 m,海洋中生命存在的空间比陆地、淡水之和还大 300 倍。海洋环境具有从赤道到两极的纬度梯度、从海面到深海底的垂直梯度以及从沿岸到开阔大洋的水平梯度。海洋的光照条件、海水温度、压力和营养物质的分布随这三大环境梯度有规律地变化,并且对海洋生物的生活、分布和生产力等有直接影响。

2. 海水的溶解性、透光性、流动性、浮力及缓冲性能等特性为所有海洋生物提供了良好的生存条件,包括为浮游植物的光合作用提供必需条件,为水层的各种生物提供氧气、浮力和对水层生物提供的支撑作用,海水的热容量及流动性使水温、pH 等环境因素保持相对稳定和有利于生物的分布和扩散。

3. 海洋环境分为水层和海底两大部分,它们又各自划分为不同的环境区域。海洋生物也相应地生活在水层中或栖息于海底环境中,前者包括浮游生物和游泳生物,后者包括各种底栖生物,这是海洋生物的三大生态类群。

4. 浮游生物的个体很小,缺乏主动的运动能力,只能随水流移动,它们有多种多样适应浮游生活的机制。浮游生物数量多、分布广,是海洋生产力的基础,也是海洋生态系统能量流动和物质循环的最重要环节。浮游动物通过捕食影响和控制浮游植物的数量,同时其种群动态的变化又可影响鱼类资源量的变化。

5. 硅藻类和甲藻类是很重要的浮游植物生产者,新近发现聚球菌和蓝绿菌对海洋初级生产力也有重要贡献。浮游动物的种类繁多,其中桡足类、磷虾类等甲壳动物和水母类、毛颚类等是最重要的浮游动物。浮游原生动物(主要是纤毛类)对海洋生态系统能流也起重要作用。

6. 游泳动物是运动器官发达、游泳能力很强的一类大型动物,包括海洋

鱼类、哺乳类(鲸、海豹、海牛等)、爬行类(海龟、海蛇)、海鸟以及某些游泳能力强的头足类和虾类。从种类和数量上看,鱼类是最重要的游泳动物,也是海洋渔业的主要对象,多数鱼类生活于1000 m以浅的水层。游泳动物多属肉食性种类,处于食物链中的较高层次,包括海洋生态系统的顶级捕食者。

7. 很多游泳动物(特别是鱼类)有周期性的洄游习性,包括产卵洄游、索饵洄游和越冬洄游,代表着它们生活史中的不同阶段。

8. 海底各种生境多样复杂,因而生活在海底表面或沉积物中的各种底栖生物的种类组成及所代表的门类都比浮游生物和游泳生物丰富得多。底栖植物有单细胞藻类、大型海藻和被子植物。底栖动物是海洋生物中最多样化的一个生态类群,几乎各个门类都有其代表,有的类别种类数量非常丰富(如软体动物的瓣鳃类、节肢动物的甲壳类等)。

9. 底栖动物可充分利用水层沉降的有机碎屑,并通过营养关系促进有机物质的分解,因而通过底栖-水层耦合过程使海洋生态系统连接成为一个整体。许多底栖植物(如大型藻类)和底栖动物(如很多种类的软体动物和甲壳动物)也是人类直接利用的海洋生物资源。

10. 浮游生物按其身体大小划分为微微型、微型、小型、中型、大型和巨型浮游生物,反映了它们的主要种类类别组成和营养关系。底栖生物也按其身体大小划分为微型、小型和大型底栖生物,这种划分在底栖系统中的能流、物流研究中也具有重要的生态学意义。

11. 概念与术语:环境梯度(environmental gradient),水层部分(pelagic division),海底部分(benthic division),浮游生物(plankton),浮游植物(phytoplankton),浮游动物(zooplankton),海洋沉积物(marine sediment),微微型浮游生物(picoplankton),微型浮游生物(nannoplankton),小型浮游生物(microplankton),中型浮游生物(mesoplankton),大型浮游生物(macrop plankton),巨型浮游生物(megaloplankton),超微型浮游生物(ultraplankton),终生浮游生物(holoplankton),阶段浮游生物(meroplankton),偶然浮游生物(tychoplankton),漂浮生物(neuston),休眠孢子(resting spore),游泳生物(nekton),洄游(migration),产卵洄游(spawning migration),索饵洄游(feeding migration),越冬洄游(overwintering migration),底栖生物(benthos),污损生物(fouling organisms),微型底栖生物(microbenthos),小型底栖生物(meio benthos),大型底栖生物(macrobenthos)

思考题

1. 为什么说海洋是地球上最大的生态单位？联系海洋主要分区说明海洋在纬度、深度和从近岸到大洋等三大环境梯度特征。
2. 海水的溶解性、透光性、流动性及 pH 缓冲性能对海洋生物有何重要意义？
3. 海洋浮游生物的共同特点是什么？它们对浮游生活有哪些适应方式？
4. 浮游生物在海洋生态系统的能流、物流中有何重要地位和作用？
5. 按个体大小可将浮游生物划分为哪些类别？这样划分的类别有何重要生态学意义？
6. 海洋游泳动物包括哪些主要门类？
7. 举例说明鱼类生活周期中的洄游行为及其意义。
8. 生活于大洋中层和深层的鱼类在身体结构上有什么特征？
9. 举例说明有些底栖固着动物防御捕食者的适应机制。
10. 结合底栖生物的生活方式谈谈海洋底栖生物种类繁多的原因。

第三章 海洋非生物生态因子 及其生态作用

学习目的:通过本章学习掌握环境和生态因子的基本概念,生态因子作用的一般规律,包括限制因子原理、利比希最小因子和谢尔福德耐受性定律以及生物与环境之间的辩证关系,了解海洋环境中光、温度、盐度、海流等主要生态因子的分布特征及其生态作用,了解溶解气体主要组分的来源与消耗途径及其与生物代谢活动的关系。

第一节 生态因子作用的一般规律

一、环境与生态因子

任何一个生物都不是生活在真空中与世隔绝的个体,而是生活在一定的环境条件下。环境(environment)即泛指生物周围存在的一切事物,它是由很多因素组成的一个相互作用的系统。生态学上将环境中对生物生长、发育、生殖、行为和分布有直接或间接影响的环境要素称为生态因子(ecological factor)。各种生态因子对有机体的影响程度并不一样,有些对生物的生存和繁殖有决定性作用,例如食物、影响新陈代谢的理化因素、种内和种间关系、生活空间和生活基质。另外有些可能对某一特定生物种不具直接的影响,而是间接地影响有机体。但是,对于每个物种来说,周围环境中完全无关的因子实际上是不存在的,因为这些因子都是相互联系、相互影响的。

通常将生态因子归纳为以下两大类:

①非生物因子(abiotic factor)或称理化因子:海洋环境的非生物因子包括光照、温度、盐度、海流、各种溶解气体和悬浮物质等。它们对海洋生物的分布、生长、繁殖和生产力等方面有重要的影响。

②生物因子(biotic factor):生物周围的同种和异种的其他生物,各种生物互为环境中的生物因子,它们之间的关系主要是营养关系,也就是能量的转移和物质的转化问题。此外还有各种形式的竞争、共生等关系(见第五章)。种内的个体间相互联系和相互影响决定着一个种的种群结构、地盘及其资源利用的方法以及种的生活方式和繁殖等。

应当指出,当今人类活动对环境有重大影响,其作用是其他生物因子所不能比拟的。因此,除了上述两类生态因子外,还应把人为因子(anthropogenic factor)作为一种重要的环境因子,以强调人的作用与其他生物有原则区别。

二、限制因子的原理

一种生物要能在某环境中生存和繁衍,必须从环境中不断地得到生长和繁殖所需要的各种基本物质,同时还要有适宜的各种理化条件。在所有这些生态因子中,任何接近或超过某种生物的耐受极限而阻碍其生存、生长、繁殖或扩散的因素,就叫做限制因子(limiting factor)。

1. 利比希最小因子定律

利比希(Liebig)研究各种环境生态因子对植物生长的影响,发现作物的产量并非经常受到大量需要的物质(如二氧化碳和水)的限制,因为它们在自然环境中很丰富;而却受到一些微量物质(如硼)的限制,它们的需要量虽小,但在土壤中非常稀少。他提出“植物的生长取决于处在最小量状况的必需物质”。也就是说,一种生物必须有不可缺少的物质供其生长和繁殖,这些基本的必需物质随种类和不同情况而异。当植物所能利用的量紧密地接近所需的最低量时,就对其生长和繁殖起限制作用,成为限制因子,这就是利比希“最小因子定律”(Liebig's law of minimum)。

由此可见,利比希最小因子定律是限制因子概念的一部分,通常局限于生理上的生长、繁殖所必需的化学物质。

Odum 认为,应用利比希最小因子定律时,必须补充两个辅助原理:

①利比希定律只在严格的稳定条件下,即能量和物质的流入和流出处于平衡的情况下才适用。例如,设想在一个湖泊中, CO_2 是主要限制因子,而植物光合作用吸收的 CO_2 和有机物分解产生的 CO_2 供应率相平衡。假定在这种稳定状态的平衡中,光照、氮、磷等的供应都超过需要,它们并不成为限制因子。但是,如果一场大暴雨把更多的二氧化碳带进湖中,稳定状态就被破坏,这时就没有最小成分可言,生产力的变化就取决于当时所有成分的程度。

②应用利比希定律时还应注意因子的互相影响问题。有时生物能够至少部分地以一种化学上很接近的物质来代替一种在环境中缺少的物质。如在锶丰富的地方,软体动物能在它们的贝壳里用锶代替一部分钙。

2. 谢尔福德耐受性定律

环境因子不仅由于其性质不同(如温度、盐度、光照的不同),对生物产生不同的影响,而且同一种因子的量太多或太少都影响生物生存与繁殖。这样,生物对各种环境因子的适应就有一个生态学上的最小量和最大量,它们之间的幅度称为耐受限度(limits of tolerance)。如果某一因子的量增加或降低到接近或超过这个界限,生物的生长和发育就受到影响,甚至死亡。生物只能在耐受限度所规定的生态环境中生存,这种最大量和最小量限制作用的概念就是所谓谢尔福德耐受性定律(Shelford's law of tolerance)。生物可能调节其活动范围,避开耐受极限,而其中有些较为强壮的个体也能在不良条件下生存下来。所以一个生物种群的数量,实际上在未达到适应范围的极限之前就已减少了(图 3.1)。另一方面,生物对任何一种环境因子都能在其适应范围内的不同点上找到它们最适宜的生存条件(最适量),这时生物在保证本身代谢正常条件下消耗的能量最少。

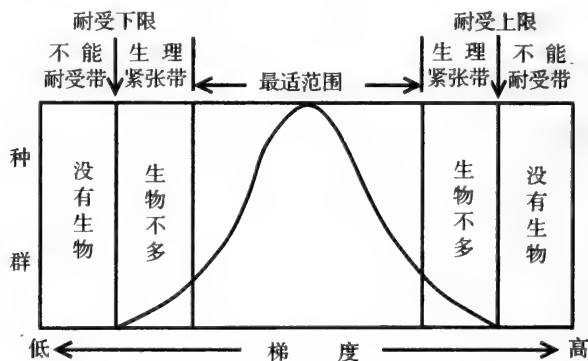


图 3.1 耐受性定律与生物分布和种群水平的关系

(引自 Shelford 1911)

耐受限度表示某种生物对于环境改变有一定的适应能力,环境因素对生物发生影响的范围称为生态幅(ecological amplitude),它与各种生物的代谢特点有关。有些生物能适应较大幅度的环境变化,有些生物则只能适应较小幅度的环境变化。生态学上通常使用一些名词来表示耐受性的相对程度。分布广而能栖居于多种环境条件、具有宽广生态幅的生物称为广适性生物(eurytropic organism),反之,则称为狭适性生物(stenotropic organism)。例如石珊瑚是典型的一类狭适性生物,只能生活在水温不低于 20℃、盐度变化很小和坚硬的底质上。而一种肉足虫(*Cyphoderia ampulla*)是典型的广适性生物,

在海水、混盐水和淡水中都可以生活,在温水池塘和冷水湖泊中均能见到。同样,可按生物对个别环境因素的适应幅度区分,例如对温度而言,则有广温性和狭温性生物;对盐度而言,则有广盐性和狭盐性生物,等等。

物种生活的环境变化越剧烈,其生态幅就越大。例如,在海洋沿岸生活的种类,就较大洋种类更能适应温度的变化(图 3.2)和盐度的变化。

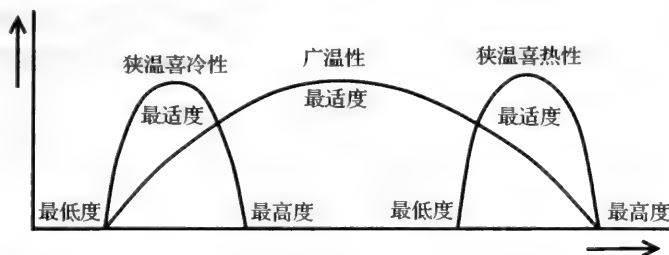


图 3.2 广温性和狭温性生物的生态幅比较

对耐受性定律的一些补充原理可概括如下：

①生物可能对某一生态因子的耐受范围很广,而对另一个因子又很窄。例如,我们用所谓“广温狭盐性动物”来表示那些对温度变化的适应范围很宽、而对盐度的变化则很敏感的海洋生物。

②当某种生物对某一特定生态因子不是处在最适度(optimum)状态时,对其他生态因子的耐受限度可能随之下降,或者说要考虑某一因子的改变可能引起生物对其他因子适应能力的改变。这是因为生物处在不利条件下要进行生理调节就需要额外付出能量,从而降低对其他生态因子的耐受限度。

③在自然界中常可看到生物实际上并不在某一特定的生态因子最适范围内生活,这是由于其他一些因子(包括竞争、捕食等)的相互作用表现出更大的重要性,妨碍生物利用最适宜的环境条件。

④生物对环境因子的耐受性限度在其生活史中往往不是恒定的,而是随年龄(或发育阶段)以及其他条件而改变。多数动物在繁殖期以及卵、胚胎和幼体阶段的耐受性限度比较低。

应当指出,在生态学上有重要意义的不仅是某一因子的绝对值,还要考虑其变化速率:如果变化不快,有机体较易逐渐适应;而急剧的、骤然的变化,对有机体的压力就大得多,使之难以适应。这两种情况在生产上(如苗种人工培育)有重要的实践意义。

3. 限制因子概念在实践上的意义

耐受性限度与限制因子的概念为我们研究复杂环境提供了一个出发点,

在研究某个特定环境时,首先应该考虑那些很可能接近临界的或者限制性的环境条件。如果生物对某个因子的耐受性限度很大,而这个因子在环境中又比较稳定,数量适中,那么这个因子就不可能成为一个限制因子。相反,如果生物对某个因子耐受性限度是有限的,而这个因子在环境中又容易变化,它就可能是个限制因子,应该仔细研究这个因子的情况。例如在陆地上生活的动物一般不会有缺氧现象,但是,氧气在水中的含量比在空气中的低得多,在高密度养殖池塘中,溶解氧含量就往往成为限制因子,在水质监测中是一个必测的生态因子。

三、生物与环境的辩证统一

①生态因子的综合作用:有机体周围的各种非生物因子和生物因子都是它的外界环境。但这些因子所发生的作用,在一定条件下,有直接和间接、主要和次要之分。同时主要和次要的作用在一定条件下可以相互转化。各种生态因子对有机体的作用也不是孤立的,而是彼此联系、相互影响的,因而要从因子的综合作用来分析它们对生物的影响,因为环境本身是一个互相作用的系统。例如,光和温度二者是密切相关的,而温度的升高又可影响海水中溶解氧含量。温度变化还可以通过海水的层化现象而影响表层水中营养盐含量,从而间接地影响浮游植物的光合作用。

②生物与环境的关系是相互的、辩证的:环境条件的特点影响着生物的分布、数量、行为和生理特征,而生物的生命活动也影响和改变着环境条件,生态学强调有机体与环境的统一,有机体与环境的统一是通过有机体的新陈代谢而实现的。一方面,生物不断地从环境中吸取对它适宜的物质以建造其本身和维持生命活动所需要的能量而得以生长繁殖;另一方面又将生命活动的产物释回外界环境中去,从而直接影响周围环境的理化性质,也影响着其他生物的生活。这些过程相互联系,相互制约,形成一个辩证统一过程。

值得提出的是,人们常常注意到非生物环境(理化因素)控制着有机体的生命活动,而对于有机体也通过很多途径,影响和控制非生物环境这一点却往往没有意识到。其实,生物经常地使惰性物质的物理和化学性质改变,使新的化合物和能源回到环境中。海洋水体及其底质的化学组成,在很大程度上决定于海洋生物的活动。例如,温带海区春季浮游植物大量繁殖时,海水中的溶解氧、二氧化碳、营养物质以及光照条件都有所改变(当然这些改变又反过来影响浮游植物的进一步繁殖)。南太平洋珊瑚岛更是有机体影响其非生物环境的最好实例,整个珊瑚岛都是由动物(珊瑚虫等)和植物的活动,从海洋中的

简单原料建立起来的。

③从长期的角度看,地球上出现生命之后,本身在有机体的影响下发生了根本的变化。地球最初的环境条件多样性是比较差的。环境本身的变化(如沧海桑田的存在)促进了有机体向多样性发展,而有机体的发展也改变了生物圈并使它复杂化,即环境条件的多样性增加了。这种多样性也要求生物对它适应,因而也成为动、植物进一步发展的条件。有机体类型多样化的扩大,要求产生种的特殊性,以便按不同方式来利用周围环境的物种得以共同生存和发展。简单地说,现在丰富多彩的生物世界是生物与环境相互作用、共同演化所产生的结果。

第二节 光 照

光是海洋环境的重要生态因子。海水中的光是太阳辐射的一种辐射能形态。与陆地一样,光是海洋中一切生命活动的能源,绿色植物依靠光才能进行光合作用,制造有机物。光对动物的发育、生长、行为和分布也有影响。此外,在自然海区,光照可通过与海水温度、含氧量等等因素的相互关系而对生物产生影响。

一、光在海洋中的垂直分布和水平分布

(一) 海水中光的衰减及海水的透明度

到达海面的太阳总辐射能,一部分因海面反射而损失,反射回大气的量与太阳照射角度(sun angle)有关。日光射入海水后,一部分被海水吸收(变为热能),同时其中悬浮的或溶解的有机物和无机物对光有选择性的吸收与散射,因而海水中的光照强度随着深度增加而减弱,可用下式表示其总衰减规律:

$$I_D = I_0 e^{-KD} \quad (3.1)$$

式中, I_D 和 I_0 分别表示在深度 D 处和海面的光强; K 是平均消光系数或称衰减系数(extinction coefficient); e 为自然对数的底; D 是深度。不同水域(近岸、外海)的 K 值不同。

根据(3.1)式可求 K 值:

$$K = \frac{\ln I_0 - \ln I_D}{D} \quad (3.2)$$

例如,某海区 10 m 深处的光强是表面光强的 50%,则按上式计算得

$K = 0.07 \text{ m}^{-1}$ 。

应当指出,海水对各种波长的吸收情况是有差异的。透入海水的光大约有 50% 是由波长 $> 780 \text{ nm}$ 的红外辐射组成,并且很快被吸收转换为热能,还有少量波长 $< 380 \text{ nm}$ 的紫外辐射进入海水后也迅速地被吸收、散射,其余 50% 左右的可见光($400 \sim 700 \text{ nm}$)可透入较深水层,基本上是光合作用所需的波长,称为光合作用有效辐照(photosynthetically active radiation, PAR)。在 PAR 中红光很快被海水吸收,在最清净海水中 10 m 深处只剩 1% 左右,蓝光穿透最深,在 150 m 深处仍有 1%。这告诉我们,海面以下各水层的光谱组成同海面附近是很不同的。

海水的透明度(transparency)是指用一直径 30 cm 的白色圆盘,垂直地放入海水中,直到刚刚看不见时的深度为止,这个深度(m)称为海水的透明度。通常,接近大陆的海水混浊,透明度较小,因为近岸海区水的搅动较为厉害。还有,浮游植物大量繁殖也降低海水的透明度。远离大陆,透明度则增大。此外,由于太阳辐射强度有日变化和季节变化,海水中的悬浮物质和浮游生物也不是恒定的,因此,海水的透明度也必然有日变化、季节变化和不规则变化等。

由于光在海水中随深度迅速衰减,根据在垂直方向上的光照条件分为几个层次:

①透光层,也称真光层(euphotic zone 或 photic zone): 有足够的光可供植物进行光合作用,其光合作用的量超过植物的呼吸消耗。透光层在不同海区是不一样的,在清澈的大洋区,透光层深度可超过 150 m ,而在沿岸区可减少到 20 m 甚至更少。相对于海洋深度来说,透光层仅占海洋上方的一薄层。

②弱光层(disphotic zone): 在透光层下方,植物在一年中的光合作用量少于其呼吸消耗,但其有限的光线却足够动物对其产生反应。

③无光层(aphotic zone): 在弱光层的下方直到大洋海底的水层,除了生物发光外,没有从上方透入的有生物学意义的光线。

在进行海洋生态调查时,可以用透明度的数值间接地估算调查海区的消光系数 K ,并以此来估计透光层的深度。黄尊乐根据实验数据推导出近海消光系数 K 与海水透明度 $S(\text{m})$ 的关系为 $K = 1.51/S$,透光层深度 L 可取为透明度的 3.05 倍,即 $L = 3.05 S$ 。

(二) 光在海洋中的水平分布

太阳辐射具有明显的纬度梯度。热带海区一天中白天与黑夜各约 12 h ,光照强烈,总热量输入高。温带海区夏季光照时间超过 12 h ,冬季则少于

12 h,接受的光强较低,总热量输入较少。在极区,持续6个月的低能光照与6个月的黑暗交替,输入的总热量最少,整年的温度均较低。这种光照时间和输入总热量的纬度梯度直接影响光合作用潜力和形成不同海区的温跃层模式(见本章第三节)。

二、光照强度与藻类光合作用速率的关系

光是绿色植物进行光合作用的首要条件。光合作用速率与光强的关系:在低光照条件下,光合作用速率与光强成正比关系。随着光强的继续增加,光合作用速率逐渐达到最大值,这种光强称饱和光强,用 I_K 表示,即光合作用速率不再随光强增加而上升。如果光强继续增加,光合作用会因光照过度而受到抑制,光合作用速率将下降。

海洋藻类的光合作用与辐照度的关系因种而异,从类别上看,甲藻比硅藻更适宜于较高的光强(图 3.3)。

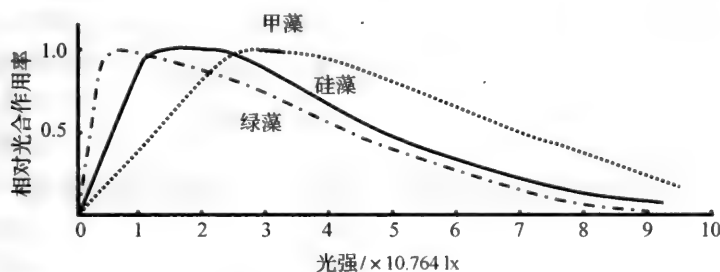


图 3.3 不同类别藻类光合作用与辐照度关系(引自 Ryther 1956)

浮游植物的光饱和值还与纬度有一定关系,通常 I_K 是从热带海域向高纬度递减(表 3.1),表明浮游植物对太阳辐照有纬度和季节两方面的适应。有关光与海洋初级生产力的关系将在第七章详细讨论。

表 3.1 不同海区浮游植物的光饱和值(I_K)

海 区	I_K 平均值 $[\text{cal}/(\text{cm}^2 \cdot \text{min})]$	
热带海域	0.11	
中纬度海域	冬季	0.04
	春季	0.07
	夏季	0.08
高纬度海域	0.03	

光合作用速率与光强的关系有两种主要类型:①适阴型藻类(shade-type

algae):其饱和光强数值较低。这类植物,在相似的饱和光强下的光合作用效率又有区别;②适阳型藻类(sun-types algae):其饱和光强的数值较高,通常在低光照条件下的光合作用效率较适阴型藻类的低(图 3.4)。以上两种类型与藻类生活的环境光照条件有关,是长期适应的结果。

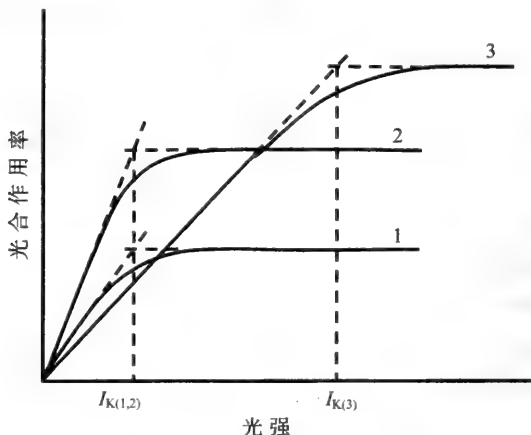


图 3.4 光合作用与光强关系曲线类型

(引自 Parsons et al. 1984)

三、光与海洋生物的分布及动物的趋光行为

(一) 光与海洋生物的垂直分布

很多海洋动物对光照强度有一定的要求,它们在海洋中的垂直分布除了与它们的生物学特性以及环境理化条件的分层特点相联系外,光照条件也是引起这种垂直分布的一项重要生态因子,这种现象在浮游动物方面最为普遍。浮游动物的垂直分布除了因种类不同以外,即使是同种的不同发育阶段也有垂直分布上的差异。

(二) 昼夜垂直移动现象

很多海洋动物特别是浮游动物具有昼夜垂直移动(diel vertical migration)的现象,它们在夜晚升到表层,随着黎明的来临又重新下降。这种现象在许多种浮游甲壳类中表现最为明显。其他浮游动物包括水母、管水母、栉水母、毛颚类、翼足类以及很多鱼类、头足类等也都有昼夜垂直移动的习性。此外,腰

鞭毛虫(dinoflagellate)也存在垂直移动的现象。

深层采样和声散射层的研究也表明,很多海洋生物昼夜垂直洄游总的模式是:白天,每一个种集中靠近一特定水层,临近黄昏时,它们开始上升并持续整个黄昏时间,到达表面后,在完全黑暗的夜间,种群趋于分散。临近天亮时再集中于表层,然后迅速下降,直到原先白天栖息的水层,应当指出,不同种类其洄游的范围、上升下降的速度以及每天洄游活动的时间是有差别的。昼夜垂直移动的模式在同一种类的不同发育阶段也可能有差别,而且有的种类雄性个体和雌性个体的移动现象也不完全相同。

由于上述的垂直移动与昼夜交替有密切关系,因此,一般认为光是影响动物昼夜垂直移动的最重要的生态因子。所谓“最适光强”的假说,即认为浮游动物是停留在最适光强区,当光照超过其最适光强时,动物表现为负的向光性;低于最适光强时,表现为正的向光性,从而引起动物白天下降、夜晚上升的行为。

值得提出的是,很多研究提出,昼夜垂直移动是生物在长期进化过程中形成的一种很重要的适应机制,有利于生存和繁衍后代。这些机制包括:

①逃避捕食者:浮游动物夜间到表层来摄食浮游植物,可以避开那些依靠视觉捕获食物的捕食者。

②能量代谢上的好处:夜间在食物丰富的表层摄食后向下迁移到温度较低的下层度过白天,可以减少代谢消耗,所摄取的食物营养可以较多地用于生长和繁殖。

③有利于遗传交换:由于表层和深层水运动速度和方向不同,进行垂直移动的个体间又有洄游速度和范围的差别,这种情况可增加个体间遗传物质的交换和重新组合的机会。

④集群习性可减少被捕食的机会。

⑤避免紫外线的伤害。

综上所述,垂直移动是海洋生物(特别是浮游动物)的一个重要习性,光是产生这种现象的主要生态因子,而其他一些因子如温度、压力、食物以及生物本身的生理特点也与动物垂直移动有关。这是一个很复杂的生态问题,不可能用一种假说来解释所有的昼夜垂直移动现象。

(三) 其他海洋动物的趋光行为及其在生产实践中的应用

除了浮游动物以外,其他很多海洋动物对光的反应也是敏感的,其中研究较多的是鱼类的趋光行为。由于各种动物对光照条件有一定的要求,且这种

要求在各种条件下也有所不同,因此,趋光性(和背光性)也并不是绝对的,是随着光线强度的变化而有所改变,这方面研究多在人为控制光条件下进行实验观察。各种内外因素的变化都会影响鱼类的趋光特性。不同年龄的鱼对光具有不同的反应,许多研究表明,幼鱼对光有明显反应,例如蓝圆鲹的幼鱼趋光性比成鱼强。温度对趋光性影响也很大,如沙丁鱼、秋刀鱼等喜温性鱼类,在超过或低于适宜温度($6\sim 26^{\circ}\text{C}$)时,它们便不趋光了,还有饱食和饥饿状态下趋光性也有差异。总之,鱼类的趋光和背光行为,与鱼类种类、年龄、发育阶段、性别以及环境条件(如温度、食物)等有关。另外,不同的光质对鱼类行为的影响也因种而异。这些都是在长期进化过程中对光线反应的一种适应结果。

研究海洋动物的趋光行为在生产实践中具有重要的意义。目前灯光捕鱼业已受到极大重视。在黑海的某些港湾内,非常多的虾类向红色灯光聚集,有利于捕捞。福建省东山县在生产实践中认为蓝绿光对诱捕几种枪乌贼效率很高,对蓝圆鲹等鱼类也已进行了灯诱捕捞。

四、海洋生物的发光现象

自然界很多生物能够发光,人们把生物产生光的现象称为生物发光(bioluminescence)。海洋生物能发光的种类特别多,从细菌到脊椎动物几乎每一门类都有发光的种类。其中以细菌、腰鞭毛虫、水母、头足类、甲壳类、被囊类和鱼类较为重要。在海洋中,鱼类、甲壳类和头足类发出的光最明亮,这些动物具有特化的发光器。据报道,深海鱼类约有三分之二能发光,头足类约有一半能发光。

(一) 生物发光的类型和特征

海洋生物的发光类型主要有:

①细胞内发光:是指发光过程在细胞内或生物体内进行,发光物质并不排出体外。如细菌、夜光藻、管水母类、成体的栉水母和磷虾类所发的光。

②细胞外发光:是指生物的发光腺体受刺激后分泌发光物质排出体外在海水中混合而发光,如介形类的海萤和桡足类的发光,均属这个类型。

③共生细菌发光:某些动物本身没有发光能力,但它们具有共生发光杆菌的发光器,在鱼类和头足类等较高等动物中常见到这种现象。

海洋生物发光现象的特征:多数海洋发光生物是在受刺激后才发光,但也

有不受刺激而连续发光的。根据发光现象可分为三类:

①迷漫状或乳状海光:主要是发光细菌所发出的光。这些细菌不论是否受刺激均能发光。细菌发出的光多为蓝绿色,光谱峰因种类而稍有差异。

②火花状海光:主要是在 0.02~5 mm 之间的浮游生物所发的光,它们平常就可发微光,在受到波浪或其他外界刺激时更能激发其发光。例如夜光藻细胞受到刺激后,发光颗粒收缩而产生强烈的淡蓝色闪光,甚至桡足类游动时引起的水体轻微扰动,也足以使夜光藻引起发光。

③闪光海光:是较大型的动物,如大型水母、火体虫(群体被囊类)、乌贼、鱼类等所发出的一亮一暗象闪光似的光。

生物能发出各种颜色的光,尤以蓝光和绿光最为普遍。有的生物能同时发出几种不同的光。

(二) 生物发光的生物学意义

①作为同种集群的识别信号(识别同类、控制集群、引诱异性)。

②作为对捕获物的一种引诱,如深海鱼类。

③作为一种照明和对肉食性敌害的一种警告或利用光幕来掩护自己。

应当指出,许多种类(如某些细菌、原生动物等)的发光意义目前尚不清楚。

第三节 温 度

海洋的热源主要是太阳的辐射。海水温度是海洋环境的又一个重要的生态因子,它对海洋的很多物理、化学、生物以及生物地球化学过程有直接或间接影响。温度和盐度的变化决定海水的密度,从而成为决定海水垂直稳定度的主要因素。温度在海洋生物的生活中起着重要的作用,海水温度与海洋生物的分布有直接关系,温度也直接影响生物的新陈代谢,而新陈代谢是有机体所表现的各种生命活动的基础。此外,温度还可通过与其他环境因子(如海水的溶解气体、黏度变化)的关系而间接影响海洋生物的生活。

一、海洋水温分布

(一) 表层水温变化

海洋表层温度呈现明显的自低纬度到高纬度递减的纬度梯度。在热带海

区,表层水温经常保持在 26~30℃ 之间,而在高纬度海区,表层水温降至 0~2℃ 左右(盐度为 35 时海水的冰点为 -1.91℃)。

由于海流不断运动以及海水有巨大的热容量(有很高的比热,在吸收或散发大量的热量过程中,水温变化并不大),因而海洋水温的变化范围比陆地的小得多。尽管某些低纬度局部封闭海区,夏季水温可能达到 35℃,潮间带小水坑的水温可能超过 50℃,海底热泉附近的温度更高,但从海洋整体来说,最高和最低温度之间的变化幅度不超过 30℃。对于某一个特定海区来说,温度变化幅度比这小得多。

从温度的日变化看,开阔大洋表层昼夜水温变化通常小于 0.3℃,且仅在海面至 10 m 深以内波动,即使在浅海区,表层水温的日变化也小于 2℃。海洋表层水温的周年变动范围也是不大的。特别是高纬度和热带海区,表层水温周年变化并没有明显的生物学意义。温带和亚热带海区表层水温周年变化较明显,处于纬度 30°~40°的大洋区年最高和最低温差约 6~7℃。但是,在受大陆气候影响的近岸浅水区的水温周年变化也较大。

与海洋水温变化有关的重要现象是厄尔尼诺(El Nino)现象,是指赤道太平洋东部表层水温异常升高(有时竟比常年高 5~6℃)的现象。厄尔尼诺每隔 2~10 年发生一次,但间隔时间和每次出现的持续时间都不确定。它是一种海洋灾害,并且引发全球气候的异常变化。

(二) 海洋水温的垂直分布

在低纬度海区,表层海水吸收热量,产生一温度较高、密度较小的表层水,其下方出现温跃层(thermocline),通常位于 100~500 m 之间,温度随深度增加而急剧下降,这一水层即所谓不连续层(discontinuity layer),其上方海水由于混合作用而形成相当均匀的高温水层,称为热成层(thermosphere)。温跃层的下方水温低,并且直到底层,温度变化不明显。由于低纬度海区太阳辐射强度常年变化不大,因此其形成的温跃层属恒定温跃层(permanent thermocline)(图 3.5)。

在中纬度,夏季水温增高,接近表面(通常在深 15~40 m 左右)形成一个暂时的季节性温跃层(seasonal thermocline)。到了冬季,表层水温下降,上述温跃层消失,对流混合可延伸至几百米深。在对流混合下限的下方(大约在 500~1500 m 之间)有一永久性的但温度变化较不明显的温跃层。

在高纬度海区,热量从海水散发至大气,表层水冷却产生对流混合,从而与下层水温略有不同。从表层到底层的温度范围约在 -1.8~1.8℃ 之间。在

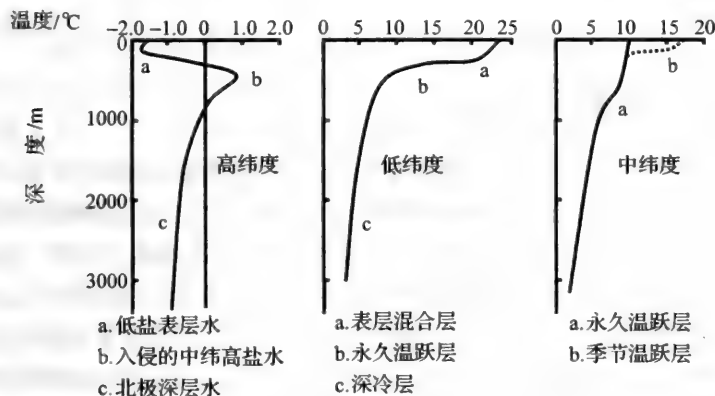


图 3.5 深海温度分布图(引自 Tait 1981)

1000 m 以内深海处,通常有一不规则的温度梯度,这是由于降水或融冰影响表层,其下方是从较低纬度流入的温度略高、密度略大的水层。超过 1000 m 直到底层,温度几乎是一致的,仅随深度增加而稍微下降。

二、海洋生物对温度的耐受限度及海洋生物的地理分布

(一) 海洋生物对温度的耐受限度(广温性与狭温性)

生物只能在一个相对狭窄的温度范围内生活,不同生物所能忍受的温度范围是不同的,而海洋生物对温度的耐受幅度比陆地或淡水生物小得多。另外,大多数海洋生物的生命最适温度是接近最大耐受温度界限(温度上限);而安全因素在温度下限这一侧的耐受能力比在上限一侧大。也就是说,低温对生命的破坏作用在某些方面不如高温的大。

根据海洋生物对外界温度的适应范围分为广温性的(eurythermic)和狭温性的(stenothermic)种类。广温性种类多分布在沿岸海区。狭温性种类又分为喜冷性和喜热性两大类,前者常见于寒带水域,后者多为热带种类。某些喜热种类珊瑚虫(腔肠动物)只能在超过 20°C 水温的条件下才能繁殖。因此,一般认为琉球群岛是珊瑚礁的北限。大部分被囊类的纽鳃樽(*Salpa*)和软体动物中的全部异足类(Heteropoda)和多数的翼足类(Pteropoda)也有同样的情况。许多热带鱼类以及水母类也是喜热性动物。喜冷性种类栖息于高纬度,如飞马哲水蚤、鳕、白鲑。深海鱼类以及南极的企鹅和北极的海雀等也都是喜冷性动物。狭温性种类分布的区域比较小。

(二) 温度与海洋生物的地理分布与迁移

1. 温度与海洋生物的地理分布

海水温度对海洋生物分布有重要影响,海洋生物地理分布与海水等温线密切相关。按生物对分布区水温的适应能力,海洋上层的生物种群可以分为:

①暖水种(warm-water species):一般生长、生殖适温高于 20°C ,自然分布区月平均水温高于 15°C ,包括热带种(tropical species)和亚热带种(subtropical species)。前者适温高于 25°C ,后者适温为 $20\sim 25^{\circ}\text{C}$ 。我国南海南部、东海东部和台湾省东岸水域都是热带海区。东海西部和东北部海域和南海北部海域的近岸水域都是亚热带海区。海南岛以南水域,暖水种占主导地位。暖水种发源于赤道附近的热带海区,主要依靠暖流(如黑潮及其分支的影响)分布到中纬度海区。

②温水种(temperate-water species):一般生长、生殖适温范围较广,为 $4\sim 20^{\circ}\text{C}$ 。自然分布区月平均水温变化幅度很大,为 $0\sim 25^{\circ}\text{C}$,包括冷温种和暖温种,前者适温为 $4\sim 12^{\circ}\text{C}$,后者适温为 $12\sim 20^{\circ}\text{C}$ 。我国北部的渤海海域和黄海海域属暖温带海区,有很多温水种。温水种发源于中纬度的温带海域,并向南北两方向分布。

③冷水种(cold-water species):一般生长、生殖适温低于 4°C ,其自然分布区月平均水温不高于 10°C ,包括寒带种和亚寒带种。前者适温为 0°C 左右,后者为 $0\sim 4^{\circ}\text{C}$ 左右。我国近海没有寒带、亚寒带和冷温带海区,但冬季受大陆气候和沿岸流的影响,渤海和黄海近岸水温很低,因而有些冷水性种类存在。冷水种发源于极地海洋及邻近寒冷海区,主要依靠寒流侵入中纬度海区。

2. 两极同源和热带沉降

与温度分布密切关联的另一个普遍现象是海洋生物分布的两极性,就是说南北两半球中高纬度的生物在系统分类上表现有密切的关系,有相应的种、属、科存在,这些种类在热带海区消失。这种情况称为两极分布(bipolar distribution)或称为两极同源(biopolarity)。如曳鳃虫属的尾曳鳃虫(*Priapulius caudatus*)分布于北极-北温带海区,刺管曳鳃虫(*P. fuberculatospinosus*)则栖息于南极-南温带海区。另一种分布模式是所谓热带沉降(tropical submergence),即某些广盐性和广深性的冷水种,其分布可能从南北两半球高纬度的表层通过赤道区的深水层而成为一个连续的分布(赤道深层的水温相当于高纬度表层水温)。

3. 温度与海洋生物的迁移

海洋动物的迁移(如鱼类的洄游)与海水的温度有关。我国东海的带鱼在春季水温上升时,栖息于外海的越冬鱼群开始向近海移动,并向北进行生殖洄游。5、6月份产卵场主要在鱼山、大陈近海和舟山近海,产卵活动一直延续至10月。生殖后鱼群在长江近海索饵,一部分鱼群可继续往北进行索饵洄游,有的年份可到达青岛外海,与黄渤海群体混群索饵。秋末冬初,索饵鱼群开始往南洄游,在嵊山形成著名的带鱼冬汛渔场。随着水温下降,鱼群继续南下或向外海越冬(罗秉征 1991)。其他很多鱼类(如大黄鱼、小黄鱼)的洄游路线也与海水温度的季节变化密切相关。因此,水温是渔期、渔区预报的重要指标之一。

三、温度对新陈代谢和发育生长的影响

(一) 温度与新陈代谢速率的关系

环境温度决定变温动物的体温和新陈代谢速率,在适宜温度范围内,当温度升高时,新陈代谢速率随之加快(氧的消耗也相应地增加)。体温(T_b)与生物代谢速率的关系可以用温度系数(temperature coefficient, Q_{10})来描述(体温每升高 10°C 时反应速率的变化):

$$Q_{10} = \frac{T_b \text{ 时的代谢速率}}{(T_b - 10^{\circ}\text{C}) \text{ 时的代谢速率}} \quad (3.3)$$

应当指出,有机体的生物化学过程是在复杂的胶体体系中进行的,而且它们是很多平行的连锁反应的总和。温度升高时,它们具有不同的加速系数,且在不同程度上又是相互依赖的。但是,在适温范围内,随着温度的升高,代谢速率加快这一总的规律则是确定的。生物学上的 Q_{10} 一般介于 $2 \sim 3$ 之间($Q_{10} = 1$ 时表示反应速率不受温度影响)。

(二) 温度与生殖、生长和发育的关系

1. 生殖区与不育区

生物在不同的发育阶段往往对温度条件有不同的要求,繁殖和发育时期的要求特别严格,许多海洋动物非到一定的水温是不会产卵的。有的时候海

洋动物能在某一海区生活,但由于不能满足繁殖和发育所要求的条件(包括适宜温度及持续的时间),则这些动物在这一海区就不能完成繁殖和发育,因而有所谓生殖区和不育区之别。

2. 有效积温法则

有机体必须在温度达到一定界限以上,才能开始发育和生长。一般把这一界限称为生物学零度(biological zero),它因生物种类不同而异。在生物学零度以上,水温的提高可加速有机体的发育。很多研究表明,胚胎发育所必需的总热量基本上是一个常数,称为热常数(thermal constant),即指发育期的平均水温(有效温度)与发育所经过的天数或时数的乘积是一个常数,这个常数因种类不同而有差异,此即所谓有效积温法则。

有效积温法则可用下式表示:

$$K = N(T - C) \quad (3.4)$$

式中, K 为热常数,即完成某一发育阶段所需的总热量,用“日度”来表示; N 为发育历期,即完成某一发育阶段所需的天数; T 为发育期的平均温度; C 为发育起点温度,即生物学零度。

在适温范围内,提高温度可促进性腺发育、繁殖、生长的例子是很多的。例如,鳕鱼(*Gadus callarias*)在 3°C 时胚胎发育时间需要 23 d, 8°C 时为 13 d, 14°C 时仅 8.5 d。较高、较早和较长的季节温度,不但使动物提早产卵,而且也使生长期拉长,因而也长得较大。

应当指出,有效积温法则只适用于一定的适温范围之内。实际上,在高温区,发育速度往往低于预测值,而在低温区,则常高于预测值。同时,在自然条件下,发育速度除了取决于温度外,还与其他条件有关。

(三) 变温状态的生态作用

近年来国内外一些研究表明,不管是海洋生物或淡水生物,在适温范围内,周期性的变温对生命活动有积极的意义。例如,大型蚤的发育和生长以及种群的增长率,在 $20 \pm 5^{\circ}\text{C}$ 的变温条件下显著高于 20°C 的恒温条件。一些海产经济软体动物在人工繁殖时也应用变温刺激以达到催产的目的。目前关于变温作用的机制还未完全弄清楚,一般认为变温提高能量的利用率,如大型蚤在 20°C 时从食物同化的能量中有 40% 用于生长,在 $20 \pm 5^{\circ}\text{C}$ 变温下用于生长的能量提高到 68%。对于这个问题的进一步深入研究,不仅在理论上,而且在生产实践上都具有重要意义。

第四节 盐 度

一、海水的盐度与分布

(一) 海水的组分和盐度

海水可以看成是纯水中溶解一系列物质的溶液。海水的溶解物质包括无机物、有机物和溶解气体。表 3.2 列出海水中主要无机盐的组成,还有一些具有生态学重要意义的无机盐类(硝酸盐、磷酸盐等),它们在大部分海洋的表层浓度很低,不足以明显影响盐度测值,故未列入表中,但它们是限制海洋初级生产力的重要因素(第七章和第九章将详细讨论)。

表 3.2 海水的主要和次要组分(盐度:34.8)

离 子	质量百分数/%
主要组分	Cl^- 55.04
	Na^+ 30.61
	SO_4^{2-} 7.68
	Mg^{2+} 3.69
	Ca^{2+} 1.16
	K^+ 1.10
	99.28
次要组分	HCO_3^- 0.41
	Br^- 0.19
	H_3BO_3 0.07
	Sr^{2+} 0.04
	0.71
合 计	99.99

盐度(salinity)是海水总含盐量的度量单位,它的定义是:当碳酸盐全部转化为氧化物,溴和碘已为氯所取代,所有有机物均已完全氧化时,1 kg 海水中所含全部可溶性无机物的总质量(g),或简单地定义为溶解于 1 kg 海水中的无机盐总质量(g)。

由于海水是一种电解质,所以也常根据其导电率的测量数据估算盐度值。

(二) 海洋盐度分布

远离海岸的大洋表层水盐度变化不大(34~37),平均为 35,两半球纬度

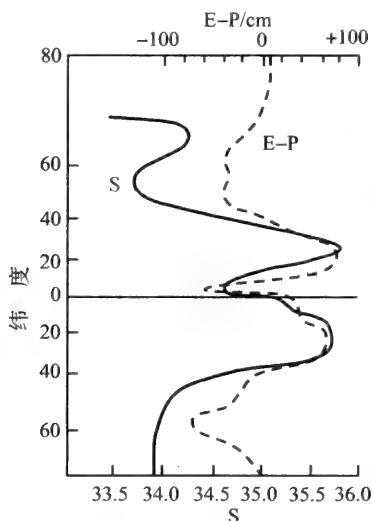


图 3.6 不同纬度年均表层盐度(实线)及年平均蒸发量与降雨量差值(虚线)分布图(引自 Lalli & Parsons 1997)

20°~30°海区较高,温带和两极海洋的盐度较低,热带海区的赤道带盐度也略低(图 3.6),这种差别是由于不同海区降水和蒸发的比例不同。赤道带盐度较低,是由于大量降雨和风速减弱的缘故,而两极海水盐度较低是因为低温蒸发弱和极地的融冰。尽管大洋海水的盐度是可变的,但其主要组分的含量比例却几乎是恒定的,不受生物和化学反应的显著影响,此即所谓“Marcet 原则”,或称“海水组成恒定性规律”。

从盐度的垂直分布看,各大洋自表层混合层底部至 1000 m 水深范围内常出现盐度随深度增加而快速变化的盐跃层(halocline),超过 1000 m 的深水区,盐度随深度变化很小,几乎都处于 34.5~35.0 范围内。

浅海区受大陆淡水影响,盐度较大洋的低,且波动范围也较大(27~30),而半封闭海区(如波罗的海)盐度则低于 25。河口区受淡水影响更为明显,盐度变化更大(0~30)。以上这些海水和淡水混合而盐度下降的海水称为半咸水或咸淡水(brackish water)。另外,有的海区(如红海、热带近岸泻湖)盐度可超过 40,称为超盐水(hypersaline)。

二、盐度对海洋生物的影响

(一) 盐度与海洋生物的渗透压

大部分海洋无脊椎动物和某些较原始鱼类(如鲨、鳐类)的血液和体液浓度与海水的含盐量相似,而硬骨鱼类的血液盐含量仅是周围海水含盐量的 30%~50%。当环境盐度变化时,就会出现渗透过程(osmosis),即浓度低的一边通过半透膜向浓度高的一边渗透,直至渗透平衡(osmotic balance)为止。因此,由于渗透压的不同和产生渗透作用,那些没有渗透调节机制(mechanisms of osmoregulation)的海洋生物就可能出现细胞膨胀或产生质壁分离,从而出现代谢失调甚至导致死亡。

很多海洋动物对上述渗透平衡具有一定的调节机能。大部分海洋硬骨鱼类经常通过鳃把多余的盐排出体外或减少尿的排出量或提高尿液的浓度等方式来实现体液与周围介质的渗透调节。上述软骨鱼类则是以提高血液的尿素含量(可达2%~2.5%)来维持体液的高渗透压(尿素本来是有机体应当排出的含氮废物)。一些生活史经历海水和淡水间洄游的鱼类,通过降低体表渗透性(如鳗鲡体表黏液)或调整肾的排尿量(在淡水中增加排尿量、在海水中减少排尿量)或在海水中鳃组织排出盐而在淡水中摄取盐等方式来进行渗透压调节。其他较高等的海洋动物也有各种渗透压调节机能,例如鲸饮海水或吃高盐食物,其肾脏能产生含氯离子比海水更高的尿液,通过排出高浓度的尿素来维持体液含盐量水平。

多数海洋无脊椎动物体液的渗透压与周围海水相同,虽然它们能在一定程度上忍耐周围海水的盐度变化(体液渗透压出现相应的变化),但不具备主动渗透压调节来适应外界环境的渗透压变化,因此一般都不能离开海水而生活。

(二) 盐度与海洋生物的分布(狭盐性生物与广盐性生物)

①狭盐性生物(stenohaline):对盐度变化很敏感,只能生活在盐度稳定的环境中。深海和大洋中的生物,是典型的狭盐性生物,这类生物如被风或流带到盐度变化大的沿岸海区、河口地带,就会很快死亡。

②广盐性生物(euryhaline):对于海水盐度的变化有很大的适应性,能忍受海水盐度的剧烈变化,沿海和河口地区的生物以及洄游性动物都属于广盐性生物。例如弹涂鱼能生活在淡水中,也能生活在海水中,这是因为它们生活的环境中盐度变化无常,经过长期的适应,对盐度变化的抵抗力就大大增强。鲱鱼、梭鱼等对盐度的适应性也很强。

(三) 不同盐度海区物种数量的差异

大量的调查资料表明,不同海区中动物种类的丰歉程度与盐度状况是相联系的,盐度的降低和变动,通常伴随着物种数目的减少(见表3.3)。这是因为海洋动物区系在生态学上的重要特点,是以狭盐性变渗透压种类为主的,尤其是无脊椎动物,这一点是与海水盐度的稳定性有关的。因此,在盐度降低的条件下,就逐渐地减少了狭盐性种类。

表 3.3 地中海、黑海、亚速海的物种数目与盐度的关系

海区盐度	地中海 S = 38	黑海 S = 17	亚速海 S = 11
腔肠动物	208	44	4
多毛类	516	123	23
甲壳动物	1174	290	58
软体动物	145	123	23
棘皮动物	101	4	—
鱼类	549	121	84
其他	1277	405	20
总数	3970	1110	212

第五节 表 层 流

海水在水平方向的流动有两种。一种是海流(current),在一年中,其流向几乎是恒定的,流速流量则可以随季节变化。另一种是潮流(tide current),其流速、流向在一天中有周期性改变。

海流按温度特征(相对于周围海水温度而言)可分为寒流(cold current)和暖流(warm current)两种。所谓寒流是指水温低于流经海区水温的海流,通常是从高纬度流向低纬度(如千岛寒流),寒流一般低温低盐,透明度较小。暖流是指水温高于流经海区水温的海流,通常是从低纬度流向高纬度(如黑潮暖流),暖流一般高温高盐,透明度也较大。我国海区主要受沿岸流(近海冬季沿岸流也是寒流)和洋流(黑潮等)两大流系的控制。

此外,由于风的作用或地形因素产生深层水向上涌升的海流,称为上升流(upwelling)。表层海水辐聚向次层下降称为下降流(downwelling)。

一、大洋表层的环流

大洋表层环流是在风作用下产生的,因此与主要风系有关,并且受科氏力随纬度变化的影响。大洋表层环流系统是很复杂的,下面以太平洋为例加以说明(图 3.7)。

在信风和盛行风作用下,南北太平洋表层都形成以副热带为中心的反气旋型环流(anticyclonic gyre)。在北半球,北赤道流(N. Equatorial Current)由东向西流至大陆边界后向北转形成黑潮(Kuroshio),到了北界西风带即向东流去,形成北太平洋海流(N. Pacific Current),也即西风漂流(West Wind

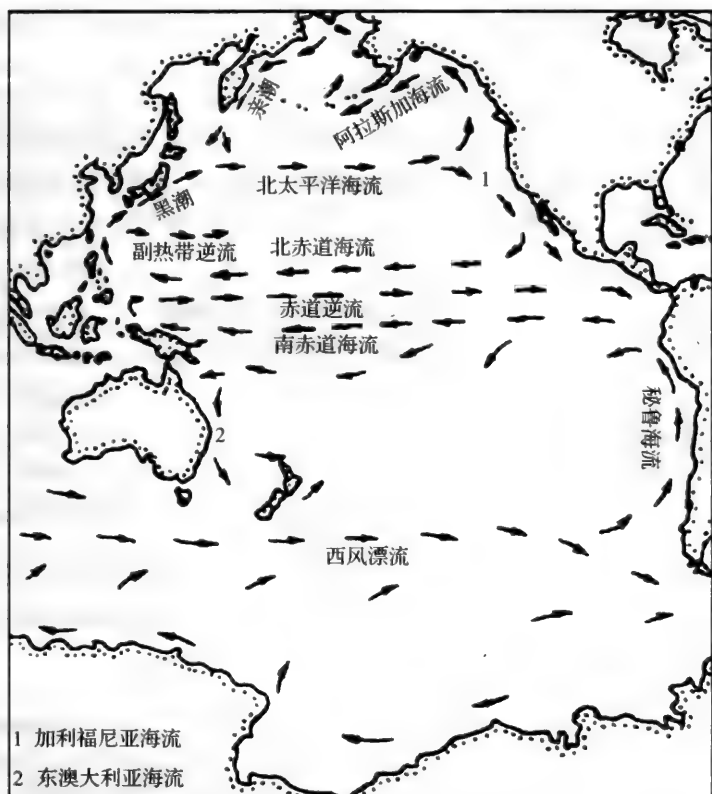


图 3.7 太平洋主要表层海流流况示意图(引自胡建宇 1995)

Drift),到东部边界转向南流,形成加利福尼亚海流(California Current),最后在赤道附近再进入北赤道流,其流向是顺时针的。

在南半球,则由南赤道流(S. Equatorial Current)由东向西流动,到西部边界转为向南流的东澳大利亚海流(E. Australia Current),在西风影响下转向东流,即西风漂流。到了东部边界成为向北的秘鲁海流(Peru Current),最后再汇入南赤道流,其流向是逆时针的。

在两个环流之间是自西向东流动的赤道逆流(Equatorial Counter-Current)。

另外,在北太平洋的亚极区存在一个围绕中纬低压的逆时针旋转的气旋型环流(Cyclonic gyre)。它是由北太平洋海流到达加拿大沿岸后有一分支向北流动成为阿拉斯加海流(Alaska Current),然后与亲潮(Oyashio)连接起来形成的一支环流。在南半球由于没有大陆阻挡,则形成绕南极大陆的南极绕极

流(Antarctic Circumpolar Current),即西风漂流,南极绕极流以南是向西流动的极地东风漂流。

大洋环流还与表层海水的辐聚或辐散有关(表 3.4)。在大洋赤道附近,北赤道流和赤道逆流之间产生海水的水平辐散,次层水上升到海面而形成上升流。相反的,在赤道逆流和南赤道流的北半球部分之间产生海水的水平辐聚,而形成下降流。在南赤道流的北半球部分和南半球部分也形成上升流(图 3.8 b)。

表 3.4 表层环流及海水的辐聚与辐散

	气旋型环流	反气旋型环流
北半球	逆时针	顺时针
南半球	顺时针	逆时针
海水垂直运动	海水辐散	海水辐聚
表层营养盐	有深层水补充	不能得到补充

西风漂流在大洋东部有一部分沿大陆西岸流向低纬度,并最后汇入信风流中。当这些海流逐渐进入大洋东部的信风影响区,表层海水受风的作用离岸外流,遂使下层海水向海面涌升,形成上升流(图 3.8a)。

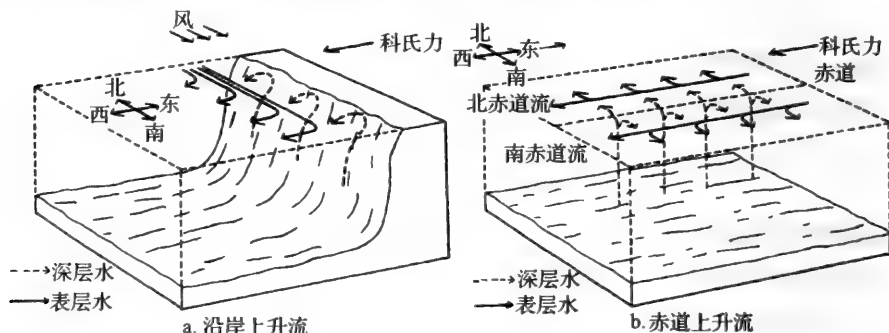


图 3.8 沿岸上升流和赤道上升流示意图(引自 Nybakken 1982)

二、海流的生态作用

(一) 海流有扩大海洋生物分布的作用

海流对海洋生物最直接的影响是在于海流散播和维持生物群的作用。暖流可将南方喜热性动物带到较高纬度海区;而寒流则可将北方喜冷性动物带

到较低纬度海区。海流也有助于某些鱼类完成“被动洄游”。例如,欧洲鳗鲡的产卵场在大西洋西部的热带水域,幼鱼洄游时是海流把它们带到欧洲沿岸,其行程达数千海里,历时三年。

浅水区内的所有底栖动物各有其一定的生活环境。在其生活史中几乎都经过浮游性的卵和幼体的阶段。它们能被海流带到远处扩大分布范围,到达适宜栖息的地方,在变态后就定居下来。在散播过程中,也有很多幼体将被带到不适于其生存的地方而死亡。因此,它们的生物学适应表现在每一个体将生产大量的幼体,以便其中一部分幼体能被带到适宜的环境而得以生存。沿岸底栖动物的幼体被散播的距离,取决于海流的速度及幼体的适应性,特别是浮游幼体期的长短。

在某些海区,由于海流性质的关系,在一定程度上,依靠从外地输入幼体来维持其独立的生物群。例如,在北大西洋的藻海中,微弱的反气旋型环流形成一个半永久性的闭合系统,这里堆积了随着海流漂流而来的大量岸边固着植物的马尾藻,形成一个特殊的生物群。

(二) 海流与海洋生物生产力的关系

海流与海洋生物生产力的关系主要表现在海水的辐散或辐聚与海洋表层浮游植物所需营养盐类能否得到补充有关。表层的无机营养盐类(硝酸盐、磷酸盐等)含量很低,而这些营养盐却在深层大量积累。因此,凡是有海水涌升的海区,表层营养盐很丰富,浮游植物繁殖茂盛,浮游动物和鱼类等消费者也可获得丰盛的食物。上述太平洋的秘鲁海流和加利福尼亚海流以及大西洋的加那利海流(Canaries Current)和本古拉海流(Benguela Current)都形成辐散大陆锋(divergent continental fronts)。这些沿岸上升流一年中大部分时间都有富营养水的涌升,同时它们都位于 $10^{\circ}\sim 40^{\circ}$ 纬度区,通常有足够的太阳辐照,因而一年之中大部分时间都有很高的初级生产力,从而维持着大量的鱼类和鸟类种群。例如,秘鲁上升流区的秘鲁鳀鱼,其产量曾占世界捕鱼量的20%左右。另一个重要的辐散大陆锋是环绕南极大陆的南极辐散区(Antarctic Divergence),这个区域生产力也很高,有丰富的磷虾和桡足类、毛颚类等浮游动物,支持着哺乳动物鲸、海豹和大量的南极企鹅。相反,在海水辐聚产生下降流的海区,则是贫瘠的低生产力区。

此外,海洋中几个强大的暖流和寒流交汇的海区,多形成世界上良好的渔场。如太平洋的北海道渔场、大西洋的纽芬兰渔场和挪威渔场。在中国海,台湾暖流和不同性质水系(如沿岸水、冷水团等)的交汇面,也都有良好的渔场,

如烟威渔场和舟山渔场等。

第六节 溶解气体

海水中溶有大气中所有的各种气体,其中氧、氮和二氧化碳的含量很高。缺乏溶解氧的水体常有硫化氢出现,在停滞不动的海水中,还有有机物分解和腐败而产生的其他气体(如 CH_4 、 H_2S),它们主要是生物作用产生的,与前面那些与大气交换的气体不同。

影响海水中溶解气体含量的主要因素:①各种气体在水中的溶解度不同;②温度与盐度的影响,通常是温度和盐度越低,溶解量越高;③与生物的活动有关(这一点是与前面几种生态因素的重要区别)。

一、溶解氧(O_2)

海水中溶解氧质量浓度约为 $0 \sim 8.5 \text{ mg/L}$,生物对海水氧含量有非常重要的作用。

大气中的氧气可大量地溶入表层海水,绿色植物进行光合作用所放出的游离氧也是海洋溶解氧的重要来源。相反的,海洋生物的呼吸作用以及有机物质分解成各种无机物质消耗了大量的氧气。因此,海洋溶解氧的含量分布变化,成为许多海洋过程研究的对象。

表层海水由于与空气接触,加上浮游植物在表层的光合作用旺盛,混合作用也比较明显,因此表层氧含量很高,通常处于相应的大气压和海水温度条件下的饱和状态。在浮游植物大量繁殖的海区,水中溶解氧出现暂时的过饱和现象,饱和度可达 $100\% \sim 140\%$ 。

透光层下方缺乏光合作用的氧气补充,溶解氧含量逐渐下降。在 $400 \sim 800 \text{ m}$ 深处,由于密度梯度变化和永久性温跃层的影响,从上层沉降的颗粒有机物(主要是浮游动物粪团等)较集中在这个层次,细菌的分解作用很旺盛。此外,动物的呼吸作用也大量消耗氧气,加上底层富氧水未能补充到这里,于是出现垂直分布的最小含氧层(oxygen minimum layer),氧质量浓度可从正常值($5 \sim 6 \text{ mg/L}$)下降至 $2 \sim 3 \text{ mg/L}$ 。

超过 1000 m 深的水层,氧含量并不随深度的增加而连续下降,而是在最小值后又开始上升。大洋下层潜流着从极区表层下沉而来的低温富氧的水团,加上大洋深层生物量较少,呼吸和分解作用的耗氧也较少是引起最小含氧层下方溶解氧又有上升的原因。当然,在上述总的分布模式下,世界各大洋氧

的垂直分布曲线还有各自的特征(图 3.9)。例如,在大西洋,受两极注入大量新的富氧冷水的影响,在 2000~3000 m 深处氧含量仍属正常范围,而在太平洋北界以及印度洋,则有陆地所阻隔,深层水循环较差,加上长期较多的有机质被氧化,其氧含量就较低。因此,深层水的氧含量取决于它们是从高纬度来的“新冷水”或者是“静止水”。氧的垂直分布曲线可用来鉴别不同大洋的水系。

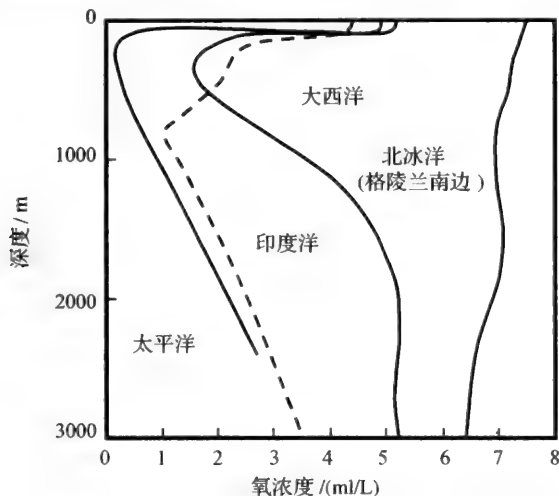


图 3.9 大西洋、太平洋和印度洋以及大西洋深层水形成区中氧含量的特征垂直分布图(引自 Dietrich 1963)

在某些孤立海盆内,由于海水停滞不动,含氧量不足而出现硫化氢(H_2S),使近底层水中,除了厌氧生物之外,没有其他生物得以生存。最典型的例子是黑海,其最大深度为 2104 m,而动物生存的下界,大概只到 130~190 m 为止。在缺氧条件下,由于厌氧细菌的活动,硫酸盐经过还原作用而形成硫化氢。因此,硫化氢的存在为缺氧的标记。

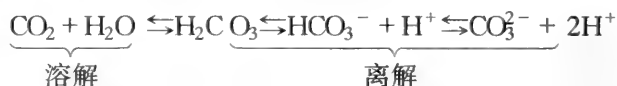
有些海区(如波罗的海)的近底层有硫化氢暂时积聚的现象,往往是有海槛阻止了其内外海水的交换。在夏季,又由于表层水的受热以及淡水的流入,海水出现强烈的层化现象,或在长久风平浪静时,也有硫化氢积聚现象发生。到秋天,海水变冷,在浅海区由于风的吹动,海水的垂直对流运动增加,溶解氧由表层进入深层,硫化氢被氧化,积聚现象随之消失。

二、二氧化碳(CO_2)和 pH 值

海水中 CO_2 的溶解度比 O_2 和 N_2 高,其总量约介于 34~56 mg/L 之间。

CO₂ 除了从空气溶入外,动植物和微生物的呼吸作用、有机物质的氧化分解以及少量 CaCO₃ 溶解都是海水中 CO₂ 的来源。CO₂ 的消耗主要是海洋植物的光合作用吸收,此外一些 CaCO₃ 形成也消耗海水中的 CO₂。CO₂ 总量的变化也导致 pH 值的相应变化。

海水中的二氧化碳系统包括以下几种存在形式:游离 CO₂、H₂CO₃、离子态 HCO₃⁻ 和 CO₃²⁻,其总量称为总二氧化碳(ΣCO₂)。可以用下式表示二氧化碳-碳酸盐体系:



在海水的 pH 值(pH=7.0~8.5)范围内,主要(80%以上)以 HCO₃⁻ 的形式存在(并随 pH 值上升而增加),其余的部分是 CO₂(pH 值低时)或 CO₃²⁻(pH 值高时)。

由于海水中二氧化碳-碳酸盐平衡体系的存在,所以尽管光合作用过程吸收了大量的 CO₂,但它绝不会成为海洋初级生产力的限制因子。

世界各大洋表层水 CO₂ 是未饱和的,但在某些热带海区(如赤道太平洋靠近南美海岸和印度洋接近赤道处)存在着 CO₂ 浓度比与其大气平衡应有浓度高的区域。从垂直方向上看,透光层的 CO₂ 含量较低,其下方由于死亡有机体分解产生 CO₂ 以及 CO₂ 溶解度随压力增大而增大,所以 CO₂ 含量很快上升。

应当指出,二氧化碳-碳酸盐体系是一类很复杂的平衡体系,除了涉及生态学的因素以外,还与大气-海洋界面交换、海水化学和海洋沉积过程有关。因此,往往很难用一种因素来解释某自然海区 CO₂ 含量的变化。例如,温度升高可能促使上式平衡体系中离解过程向右移动,温度升高 CO₂ 本身的溶解度也较小,但是,温度的上升也会加速有机物质分解,从而增加表层海水中产生 CO₂ 的速度。

海洋生物的呼吸以及有机物质氧化时产生 CO₂,使海水的 pH 值降低。表层以下海水的 CO₂ 不能与大气发生交换作用,因此,pH 值的大小和生物的活动有关。在光合作用层以下的最小氧量层,pH 值达到低,这是由于有机残体氧化时分解出 CO₂。如在北太平洋东部约 800 m 深处,海水的 pH 值只达到 7.5。

海水的 pH 值直接或间接地影响海洋生物的营养和消化、呼吸、生长、发育和繁殖。例如,海胆的卵在过度酸性或过度碱性的海水中不能发育,pH 值在 4.8~6.2 时,不发生受精作用;pH 值降到 4.6 时,海胆的卵就死亡。卤虫

则与之相反,对碱性环境的忍耐力很差;pH 值为 7.8~8.24 时,生长就不正常。海水 pH 值对鱼类的呼吸速度和代谢过程的影响也是明显的。总之,各种海洋生物都有其生长发育的最适 pH 值,这是长期适应的结果。过高或过低的 pH 值对其生命活动是有害的。

如上所述,海水游离 CO_2 含量增高(或降低)的过程,也就是 pH 值下降(或上升)的过程,它们之间存在着相反的关系;同时 pH 值和溶解氧之间也存在一致的关系。在研究 pH 值与生物关系时,必须注意到决定 pH 值的那些因素,以及当 pH 值发生变化时,所产生的与生物有关的其他因素的影响。例如,在自然条件下,pH 值的降低同时伴随着 CO_2 含量的增多和氧含量的下降;而很多生物在酸性水中,不能忍受低氧条件。在这种情况下,显然水中的含氧量、 CO_2 和 pH 值是同时对动物发生作用的。此外,在 pH 值降低和氧缺乏的环境中,也可能出现其他不利因素,如产生对生物具有毒性的 H_2S 。所以,在这种情况下,把 pH 值作为反映水体综合性质的特征往往更加有用。

三、氮(N_2)

氮是大气的主要成分,并且能大量溶入海水中。相对于氧和二氧化碳而言,游离态分子氮是属于惰性气体,与生物的关系不大。但是,海洋中有一些蓝藻有固氮作用,以分子态氮作为合成有机物的氮源,对某些寡营养盐海区的初级生产力有重要贡献。另外,在某些缺氧环境细菌作用下的脱氮作用,可使硝酸盐和亚硝酸盐转变为分子态氮。

本章提要

1. 环境是泛指生物周围存在的一切事物,它是由很多因素组成的一个相互作用的系统。环境中对生物的分布、生长、发育、生殖、行为有直接或间接影响的因素称为生态因子,生态因子包括非生物因子和生物因子两大类。当今人类活动对环境和生物都有重大影响。

2. 生态因子中接近或超过某种生物的耐受极限而影响其生存的因素就成为限制因子。利比希最小因子定律和谢尔福德耐受性定律是限制因子概念的两个基本内容。分布广的具有较宽生态幅的生物称为广适性生物,反之则为狭适性生物。

3. 环境中的各种生态因子影响生物,生物的生命活动也影响和改变环

境。从长期的角度看,地球上出现生命之后,环境就在生物的影响下发生变化,现在丰富多彩的生物世界是生物与环境相互作用、共同演化的结果。因此,生物与环境之间是辩证统一的关系。

4. 太阳辐射是海洋中一切生命活动的能源。光线透入海水后呈指数式衰减,不同波长的光在海水中的衰减系数是不一样的。自然海区光照强度自低纬度向高纬度递减。不同海区光照与黑暗的时间也随纬度而呈有规律的变化。光照强度与海洋植物光合作用速率有密切关系,在低光照条件下,浮游植物光合作用速率与光强成正比关系,太强的光照导致光合作用速率下降。很多海洋动物的垂直分布和昼夜垂直迁移与光有直接关系。

5. 海洋表层水温分布与太阳辐照的纬度梯度一致,从热带向两极递减。表层海水温度因太阳照射而上升,形成密度较低的水层,因而出现永久性温跃层(热带海区)或临时性温跃层(温带海区)。深海水温常年保持低温且波动很小。近岸区水温因陆地气候影响而呈较大波动。海洋生物地理分布与海水等温线相当一致,有暖水种、温水种和冷水种之分。在适温范围内,生物的新陈代谢速率随温度升高而加速;胚胎发育期的平均水温与发育所经历时间的乘积基本上是一个常数。

6. 盐度是海水无机盐总含量的度量单位。海洋表层盐度的纬度分布呈双峰形,赤道盐度较低,两半球 $20^{\circ} \sim 30^{\circ}$ 海区的盐度较高,接近两极盐度又下降。这种分布特征是海区降水和蒸发比例不同的结果。尽管大洋海水盐度是可变的,但其主要组分的含量比例却几乎是恒定的。

7. 盐度直接影响海洋生物体液的渗透压,对于那些没有渗透调节能力的种类,盐度变化将导致代谢失衡或死亡。盐度也直接影响海洋生物的分布,大洋和深海的种类多属狭盐性生物,而沿岸、河口区的种类多属广盐性生物。

8. 海水在水平方向的流动包括海流与潮流。海流按温度特征(相对于周围海水温度而言)有寒流和暖流之分。大洋表层环流主要与风系有关,并且受到科氏力的影响。气旋式环流(北半球逆时针、南半球顺时针)和与之相反的反气旋式环流分别导致某些海区海水辐散或辐聚,前者使次层富营养水上升,后者使表层海水辐聚下沉。一些辐散大陆锋也有富营养水涌升。海流的主要生态作用是扩大海洋生物的分布范围以及在水体辐散区为表层浮游植物的初级生产补充无机营养盐类。

9. 大气中各种气体会溶入海洋表层,最重要的有氧气、二氧化碳和氮气,它们在海水中的溶解度都较高。但是这些气体(特别是 O_2 和 CO_2)含量在各海区的垂直分布则明显地取决于各种生物学过程,包括浮游植物的光合作用、所有生物的代谢过程以及有机物质的分解过程等。

10. 概念与术语:环境(environment),生态因子(ecological factor),非生物因子(abiotic factor),生物因子(biotic factor),人为因子(anthropogenic factor),限制因子(limiting factor),利比希“最小因子定律”(Liebig's law of minimum),耐受限度(limits of tolerance),谢尔福德耐受性定律(Shelford's law of tolerance),生态幅(ecological amplitude),广适性生物(eurytropic organism),狭适性生物(stenotropic organism),光合作用有效辐照(photosynthetically active radiation),透明度(transparency),透光层(euphotic zone),弱光层(disphotic zone),无光层(aphotic zone),昼夜垂直移动(diel vertical migration),生物发光(bioluminescence),温跃层(thermocline),不连续层(discontinuity layer),热成层(thermosphere),恒定温跃层(permanent thermocline),季节性温跃层(seasonal thermocline),广温性(eurythermic),狭温性(stenothermic),暖水种(warm-water species),温水种(temperate-water species),冷水种(cold-water species),两极分布(bipolar distribution),两极同源(biopolarity),热带沉降(tropical submergence),生物学零度(biological zero),热常数(thermal constant),盐跃层(halocline),渗透过程(osmosis),渗透平衡(osmotic balance),渗透调节机制(mechanisms of osmoregulation),狭盐性生物(stenohaline),广盐性生物(euryhaline),海流(current),潮流(tide current),寒流(cold current),暖流(warm current),上升流(upwelling),下降流(downwelling),反气旋型环流(anticyclonic gyres),北赤道流(N. Equatorial Current),黑潮(Kuroshio),北太平洋海流(N. Pacific Current),西风漂流(West Wind Drift),加利福尼亚海流(California Current),南赤道流(S. Equatorial Current),东澳大利亚海流(E. Australia Current),秘鲁海流(Peru Current),赤道逆流(Equatorial Counter-Current),气旋型环流(Cyclonic gyre),阿拉斯加海流(Alaska Current),亲潮(Oyashio),南极绕极流(Antarctic Circumpolar Current),加那利海流(Canaries Current),本古拉海流(Benguela Current),辐散大陆锋(divergent continental fronts),南极辐散区(Antarctic Divergence),最小含氧层(oxygen minimum layer),消光系数(extinction coefficient)

思 考 题

1. 什么叫环境和生态因子?为什么说人为作用也是一种重要的环境因子?
2. 何谓限制因子?说明利比希最小因子定律和谢尔福德耐受性定律的

主要内容。

3. 如何用辩证统一的观点来理解生物与环境的关系?
4. 简述光在海洋中的分布规律及其主要生态作用。
5. 简述海水温度的水平和垂直分布规律及其主要生态作用。
6. 说明海洋中盐度分布及其生态作用。
7. 简述大洋表层环流模式及海流(包括上升流)的生态作用。
8. 说明海水中 O_2 、 CO_2 、 N_2 的来源与消耗途径。

第四章 生态系统中的生物种群

学习目的:通过本章学习掌握种群的概念及其群体特征,了解种群统计学的基本参数、生命表及其应用、种群数量变动的基本数学模型及自然种群的数量变动规律,掌握K生态对策、r生态对策的特征及在保护生物学方面的实践意义、影响种群数量动态的密度制约和非密度制约因素,了解种群调节及种群衰退与灭绝的机制,并理解应用种群生态学有关理论对待自然生物资源的保护和持续利用的重要意义。

第一节 种群的概念与种群统计学基本参数

一、种群的概念

(一) 种群的定义

物种在自然界的分布并不是均匀的和连续的,而是形成几个多少被隔离的、相对独立的群体。所谓种群(population)就是指特定时间内栖息于特定空间的同种生物的集合群。种群内部的个体可以自由交配繁衍后代,从而与其他地区的种群在形态上和生态特征上彼此存在一定的差异。种群是物种的普遍存在形式,或者说物种是以种群形式出现的而不是以个体的形式出现。

种群是生态系统中生物群落的基本组成单位。每一种群在生物群落中处于一定的生态位,并且与其他种群保持各种相互关系,共同执行生态系统的能量转化、物质循环和保持稳态机制的功能。种群也是人类开发利用生物资源的具体对象。种群的数量变动规律是种群生态学的核心。

从生态学的观点看,种群不是许多同种个体一般的堆集,而是具有一定程度自我调节机制的有机单元。种群较之个体,已经是生命组织层次的一个新水平。这种组织层次使有机体在进化过程中能够更充分地利用周围环境资源,对物种本身的生存与发展极为有利。有些种内关系对某一特定个体来说是不利的,而对整个种群来说是有利的。例如,种内个体对空间和食物的竞争,可能导致一部分个体在竞争中被淘汰,但从种群来看,被淘汰的是那些竞

争力差的或病弱的个体,这种情况对维持整个种群的素质是有利的。

种群与个体的差别还表现在种群具有个体所没有的属性,这些属性包括出生率、死亡率、年龄分布、性比、种内社群结构,等等。当然,种群不能离开组成种群的个体,个体与种群的关系是哲学上部分与整体关系的一种体现。

(二) 自然种群基本特征

①空间分布特征:种群有一定的分布范围(虽然很多种群的空间分布界限并不十分固定),在分布范围内有适于种群生存的各种环境资源条件。分布中心条件最合宜,种群密度也较高,边缘地区环境资源条件和种群密度的波动则较大。

②数量特征:种群的数量都随时间而变动,并且有一定的数量变动规律。在正常情况下,种群变动有一个基本范围,这是与各种群特有的出生率、死亡率、生长率和年龄结构等生物学特性有关。

③遗传特征:种群由彼此可进行杂交的同种个体所组成,而每个个体都携带一定的基因组合,因此种群是一个基因库(gene pool),有一定的遗传特征,同时,种群中个体之间通过交换遗传因子而促进种群的繁荣。

海洋生物的种群研究较多的是鱼类(特别是经济种类)。海洋鱼类在其物种分布区并非均匀地分布着,而是形成多少被隔离的、相对独立的群体。这种群体是鱼类生存和活动的单位,即为上述定义的种群,其内部个体可以充分杂交,从而与邻近地区的种群在形态上和生态特征上彼此存在一定的差异。各个种群具有独立的洄游路线,并在一定水域产卵、索饵和越冬。例如分布于我国近海的大黄鱼就存在三个地理种群:分布在黄海南部和东海北部沿岸浅海的鱼群(包括吕泗、岱衢、猫头洋等产卵场的生殖鱼群)属岱衢族;分布在东南南部和南海西北部沿岸浅海的鱼群(包括官井洋、南澳、汕尾等产卵场的生殖鱼群)属闽-粤东族;分布在南海东北部珠江口以西到琼州海峡以东沿岸浅海的鱼群(包括硃洲岛附近产卵场的生殖鱼群)属硃洲族。它们各自又因生殖季节不同而分为“春宗”和“秋宗”两个类群,可称为春季繁生群和秋季繁生群(同一地理种群的生态群)。

二、种群密度与阿利氏规律

(一) 种群的密度

种群的大小(size)往往很难以绝对数量加以度量,而是以种群的密度作为

相对的度量。

种群密度(population density)指单位面积或单位体积内有机体的数量。因为组成种群的个体数量是随时间进程而变化的,因此,这里所指的数量通常是即时数量(instantaneous quantity)。

海洋生物种群数量统计主要方法有:

①所有个体的直接计数:计数某区域中生活的某种动物的全部数量。在一些大型而明显易见的生物(如集中于繁殖地的海豹)直接计数全部个体才是可能的。

②取样调查方法:绝大多数的种群是不能直接计数全部个体的,只能抽取一部分样本(sample)来作为代表性的数量指标,用以估计种群总体。在很多情况下这是一种惟一可用的方法。海洋浮游生物和底栖生物的种群密度基本上都是通过取样计数统计出来的,分别以单位水体的个体数量和单位基底面积的个体数量表示。各种生物种群的数量调查方法多种多样,在实际工作中要根据具体条件和调查对象进行选择。取样方法的准确性与种群的个体分布类型有关,成群分布的种群采样要比非成群的多,而要判断一个种群在有限的环境条件下的分布特点并不容易。

③鱼类和其他游泳动物则难以用上述方法测定种群的密度,渔业统计中常用单位捕捞力量渔获量(鱼的尾数或生物量)作为鱼类种群的相对密度(见第十一章)。

(二) 阿利氏规律

种群的密度是种群生存的一个重要参数,它与种群中个体的生长、繁殖等特征有密切关系。外界环境条件对种群的数量(密度)有影响,而种群本身也具有调节其密度的机制,以响应外界环境的变化。

很多研究表明,种群密度的增加,倘若是在一定水平内,常常能提高成活率、降低死亡率,其种群增长状况优于密度过低时的增长状况。但是,种群密度过度增高(或拥挤程度的增加)可能产生拥挤的负作用,个体生活所必需的各种条件越差,机体生理条件变坏,导致出生率下降、死亡率上升,这种拥挤效应将对整个种群带来不利影响。相反,种群密度过低,雌雄个体相遇机会太少,也会导致种群的出生率下降,并因此产生一系列生态后果(见本章第三节)。因此,种群密度过疏和过密对种群的生存与发展都是不利的,每一种生物种群都有自己的最适密度(optimum density),这就是所谓阿利氏规律(Allee's law)。阿利氏规律对于濒临灭绝的珍稀动物的保护有指导意义。因

此,要保护这些珍稀动物,首先要保证其具有一定的密度,若数量过小或密度过低,就可能导致保护失败。图 4.1 概括了种群的集群与存活率或者其他生理效应的相互关系。

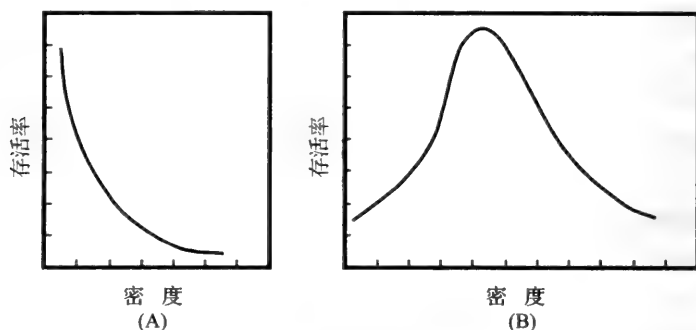


图 4.1 图示阿利氏规律

(A)在某些种群增长中,种群小时,存活率最高;(B)另一些种群,在种群中等大小时最有利,在后一种情况下,过疏和过密都是有害的(引自 Odum 1971)

(三) 集群现象及其生态学意义

自然种群在空间分布上往往形成或大或小的群,它是种群利用空间的一种形式。例如,许多海洋鱼类在产卵、觅食、越冬洄游时表现出明显的集群现象(schooling),鱼群的形状、大小因种而异。动物的集群生活往往有很重要的生态学意义,例如鱼类的集群有利于个体交配与繁殖(如洄游性鱼类的产卵洄游)。集群对种群内各个体间起很大的互助作用,当鱼类遇到外来袭击时,可能立即结群进行防卫,往往只有离群的个体才被凶猛的袭击者所捕食。群体的集群索饵也显示出有利的作用,当鱼群中一部分遇到较好的食物环境时,会停留在这个区域,其余部分也将以更快速度围绕这一地区环游,以便都能获得较好的食物。还有,鱼群在游动时可形成有利于游泳的动力学条件,比单独行动时减低阻力,游泳的效率最高。此外,集群也可能改变环境的化学性质,已有研究证明,鱼类在集群条件下比营个体生活时对有毒物质的抵御能力更强,这可能与集群分泌黏液和其他物质以分解或中和毒物有关。当然,鱼类的结群活动也存在着不利的方面,如目标大,有造成大量被捕食的危险,还有争食和食物限制的不利影响。

浮游生物的斑状分布(patchiness)也是一种集群现象。大的斑状分布可能与局部海区海水的物理混合过程产生丰富营养水进入透光层有关;小尺度

斑状分布可能与水团的内部某些区域的温、盐变化以及营养盐分布的不均匀有关。

有些海洋动物的群聚纯属偶然,例如有的底栖动物由于波浪的作用而沿着海岸集中分布。

三、种群的年龄结构和性比

(一) 种群的年龄结构(age structure of population)

很多种群包含着不同年龄、不同性别的个体。年龄结构是指种群中各年龄期个体的百分比,即各年龄级的相对比率,称年龄级比(age ratio)或称年龄分布(age distribution)。

种群的年龄结构对出生率和死亡率有很大影响,种群中的繁殖能力仅限于某些年龄,死亡率也会随年龄而不同。因此,通过对年龄结构的分析可以预测种群变化的动向。

从理论上说,种群在一个恒定的环境里,迁入及迁出保持平衡或者不存在,且当其出生率与死亡率相等时,各年龄级的个体数基本上保持不变。这种稳定年龄结构的概念很重要,是可以帮助我们解决许多变量的一个“常数”,尽管在自然条件下,这种稳定状态不可能长期存在下去。

鱼类种群具有极高的潜在出生率,常见到有优势年龄组(dominant age class),如 1945~1951 年捕捞白鲑的年龄分布(图 4.2)。年龄组成在各年的变化很大,某些年龄组(如 1944 年出生的年龄组)连续多年成为优势年

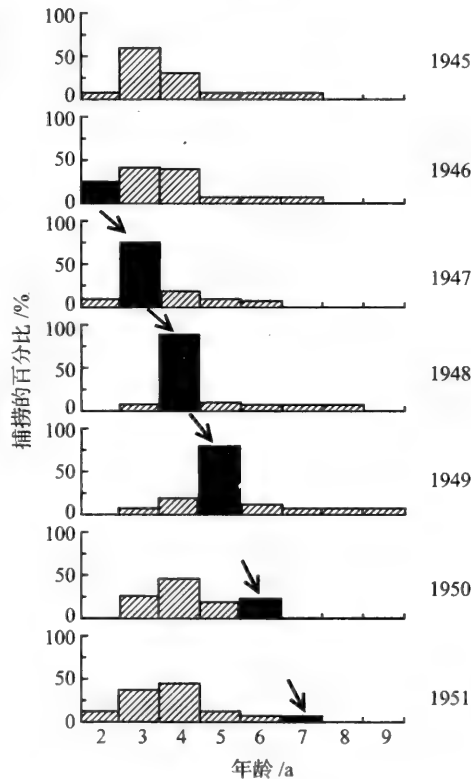


图 4.2 1945~1951 年白鲑 (*Coregonus clupeaformis*) 捕捞中的年龄组成(引自 Krebs 1978)

龄组。对东北大西洋鲱鱼的研究也表明,1950年出生的年龄组是后来几年捕捞产量的主要组成。可见,紧跟一个高存活率年龄以后,很可能有延续多年的低存活率年,而这个高存活率的年龄组成为以后多年的重要捕捞对象。鱼类生态学家现在试图找出决定这种特别重要的优势年龄组的内外因素。

种群的年龄结构既取决于种的遗传特性,同时也取决于具体的环境条件,表现出对环境的适应关系。海洋动物的年龄组成常与不同年龄个体被捕食的程度有关。例如,小型个体易被捕食,在这种情况下,种群中幼龄个体数和老龄个体数的差别特别显著。应当指出,海洋经济鱼类种群的年龄组成在很大程度上决定于捕捞特点,通常是高年龄个体的相对数量小。例如,我国东海大黄鱼由于被过度捕捞而导致资源衰退,年龄结构就发生明显变化(表4.1),其变化特征表现为高龄鱼消失,因而种群的年龄结构趋于简单。

表 4.1 东海大黄鱼的种群数量与年龄结构

年份	资源生物量 /万 t	资源尾数 /亿尾	年龄范围 /a	优势年龄组 /a	平均年龄 /a	产量/万 t
1957	57.6	14.96	1~14 95.2%	2~8 79.6%	5.5	17.8
1967	49.9	13.28	1~14 97.8%	2~7 81.8%	4.5	19.6
1977	15.6	3.78	1~14 99.7%	1~4 96.9%	2.7	8.9

种群中的个体生长到一定年龄,性腺开始发育达性成熟。种群的个体成熟的早晚明显受到生长好坏的影响,同时,性成熟作为种群数量调节的一种适应属性,当种群数量减少或增加时,其性成熟年龄可能提早或推迟。因此,在研究海洋鱼类种群时,常常将性成熟的体长、体重组成为种群结构及变化的一个重要内容,以反映外界(如环境与捕捞)对种群的影响。

(二) 种群的性比

种群雌雄个体的数量及其相对比率称为性比(sex ratio of population)。性比是种群结构特点和变化的一种反映。

种群性比的变化也是种群自然调节的一种方式。例如鱼类种群在生活条件(主要是营养条件)良好时,增加雌性个体的比例以增强种群的繁殖力,反之增加雄性个体以降低繁殖率,这是对环境条件变化的一种适应。鱼类性比通常是通过改变代谢过程来调节,可以用下式表示:

食物保障变化→物质代谢过程改变→内分泌作用改变→性别形成。另外,某些种群的个体性别还可能在一定条件下转化,也是对环境条件变化的一

种适应。

海洋经济鱼类由于捕捞的影响也会影响种群的性别组成。例如,20 世纪 60 年代中期,我国东海北部带鱼全年性组成是雌多于雄。以后由于捕捞增大,大个体带鱼数量减少,七八十年代全年性组成则是雄多于雌(罗秉征等 1983)。

四、出生率和死亡率

种群数量变动取决于出生和死亡、迁入和迁出四种过程,也即生死与迁移,如果还考虑生物量的变动,则须加入生长因素。

(一) 出生率与死亡率

1. 出生率

出生率指任何生物产生新个体的能力,研究种群出生率(繁殖率)对于预测种群的数量动态有重要意义。当种群处于理想条件下,即无任何生态因子的限制作用,生殖只受生理因素所限制,此条件下的出生率称最大出生率。在特定环境条件下种群的出生率称实际出生率或称生态出生率(ecological natality)。因此,最大出生率只是理论上的,但是在实际工作中,当种群处于最有利的环境条件时,其出生率可以作为最大出生率的指标。这里所说的出生率指种群的平均繁殖能力,不是指某个体的出生率。某些个体出现超常的生殖能力,不能代表种群的最大出生率。

各种动物出生率差别很大,许多海洋鱼类每次产卵数为数百到数百万,翻车鱼产卵可达千万的数量,而鲸每胎只产一仔。还有繁殖频率的影响,鲸 2~3 年产仔一次,大麻哈鱼一年产卵一次,而有的低等甲壳动物几个月甚至几周就可能繁殖一次。

不同动物出生率的特征是在物种进化历史中形成的,高的出生率往往是对高的死亡率的适应。在脊椎动物进化过程中,通常是越高等的动物其出生率越低。

种群出生率也随环境而变化,影响出生率大小的外界因素有:食物条件、敌害及水温等。此外,种群密度、年龄结构等对出生率也有直接的影响。

2. 死亡率

死亡是种群数量减少的重要原因。生物在最适环境条件下,种群中的个

体都达到生理上衰老而死亡的寿命,称生理寿命,在此情况下,种群具最低死亡率。种群在自然环境下常受到一些不利生态条件的影响而死亡,生态寿命即指在一个特定的生态环境条件下,种群内个体的平均实际寿命,与之有关的是生态死亡率(ecological mortality),某种生物实际寿命长短往往取决于环境条件。死亡的原因很多:①达到生理寿命而衰老死亡;②食料不足,饥饿而死;③疾病(包括病毒、细菌、原生动物等寄生性敌害引起的死亡);④被捕食(敌害生物及人类的捕捞活动);⑤灾害:如污染等;⑥完全偶然的死亡。

多数海洋动物的后代数量并不一定依产卵的多少而定,更重要的是能受精的卵子数量以及各发育阶段死亡率的高低。

大多数海洋动物的幼体期死亡率高于成体期。例如双壳类(牡蛎、菲律宾蛤仔等)在浮游幼虫期常有大量死亡。一般来说,鱼类成活率大幅度变动也是在早期阶段,其主要原因是幼体易被捕食和抵抗外界不利环境的能力很差。这种情况不是由于内在原因,因为在实验室中提供良好的条件时,很多种类死亡率是很低的。

(二) 生命表和存活曲线

种群的存活率或死亡率常随年龄而改变,生命表(life table)是用来分析种群死亡过程的有用工具。生命表有两种类型:①动态生命表(dynamic life table)或称股群生命表(cohort life table)是根据观察一群同期出生的生物的存活(或死亡)情况所得数据而编制的,又称为特定年龄生命表。②静态生命表

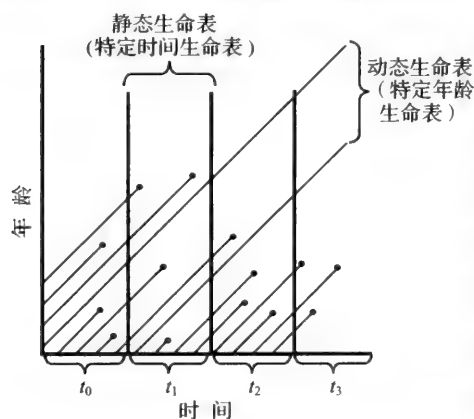


图 4.3 动态生命表和静态生命表的关系

(引自 Begon & Mortimer 1981)

(static life table)是根据某一特定时间,对种群作年龄分布的调查结果而编制,所以又称为特定时间生命表(图 4.3,表 4.2)。动态生命表要获得的数据往往是困难的,静态生命表则较容易获得所需的数据,但静态生命表相当于假定种群所经历的环境不随时间而变化,即假定种群年龄组成是不变的(鱼类种群分析常采用这种方法),这种生命表只代表该时间内的大致估计,因此这两类生命表描述的死亡过程有所区别。

现以藤壶为例说明编制生命表

的具体方法。

表 4.2 藤壶 (*Balanus glandula*) 的生命表*

年龄/a x	各年龄开始 的存活数目 n_x	各年龄开始 的存活分数 l_x	各年龄死亡 个体数 d_x	各年龄 死亡率 q_x	生命期望 平均余年 e_x
0	142	1.000	80	0.563	1.58
1	62	0.437	28	0.452	1.97
2	34	0.239	14	0.412	2.18
3	20	0.141	4.5	0.225	2.35
4	15.5	0.109	4.5	0.290	1.89
5	11	0.077	4.5	0.409	1.45
6	6.5	0.046	4.5	0.692	1.12
7	2	0.014	0	0.000	1.50
8	2	0.014	2	1.000	0.50
9	0	0	—	—	—

* 对 1959 年固着的种群进行逐年观察,到 1968 年全部死亡。

资料根据康内尔(Connell 1970)(转引自 Krebs 1978)。

表 4.2 中各栏符号在生态学中已成为惯例,其含义已注明于表中。年龄分段以年、月或其他年龄期均可,当以不同种群的具体情况而定。表中只要具有 n_x 或 d_x 的实际观察值,就可以计算其他各栏,关系式如下:

$$l_x = \frac{n_x}{n_0}; \quad d_x = n_x - n_{x+1}; \quad q_x = \frac{d_x}{n_x}$$

计算 e_x 较为麻烦,首先计算每年龄期的平均存活数目 $L_x = \frac{n_x + n_{x+1}}{2}$;

其次计算“个体年”的累积数 $T_x = \sum_x L_x$; 最后计算平均期望寿命 $e_x = T_x / n_x$ 。

平均期望寿命 e_x 表示某年龄阶段的动物平均还可能活多少时间的估计值(表 4.2)。

海洋渔业资源管理中早已应用渔获物编制生命表计算捕捞对象的死亡率(见第十一章)。在浮游生物方面,一些各期幼体鉴定技术很成熟的浮游动物(如黄、东海优势种中华哲水蚤)可以通过调查获得种群年龄结构数据,应用生命表计算各年龄死亡率并联系温度、盐度、流、食物、捕食者等因子分析影响种群变动的关键因子。

根据生命表可作存活曲线,存活曲线是以年龄为横坐标,存活的相对数为

纵坐标构成的曲线。横坐标以相对年龄(即平均寿命的百分比)表示,以便比较不同寿命的动物。

图 4.4 表示几种不同存活曲线:A. 种群在接近生理寿命之前死亡率很低;B. 每时期死亡率基本保持不变;C. 幼体死亡率很高(如牡蛎浮游幼虫期死亡率很高,一旦固着于合适的基底,死亡率就很低)。

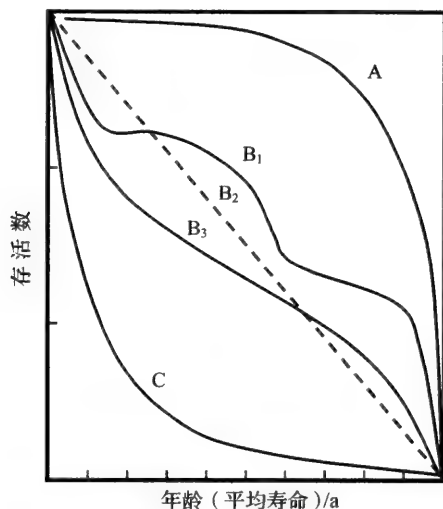


图 4.4 存活曲线的类型(引自 Odum 1971)

五、种群内禀增长率

在自然界,种群的数量是不断变化着的,种群的增长率与出生率、死亡率有直接联系。当条件有利时,种群数量增加,增长率是正值;当条件不利时,种群数量下降,增长率是负值。种群的瞬时增长率(r)是瞬时出生率(b)与瞬时死亡率(d)之差。当种群处于最适条件下(食物、空间不受限制,理化环境处于最佳状态,没有天敌出现,等等),种群的瞬时增长率称为内禀增长率(intrinsic rate of increase),也即种群的最大增长率(maximum rate of increase)。通常人们通过在实验室提供最有利的条件来近似地测定种群的内禀增长率。

种群瞬时增长率 r 的计算:

决定种群增长或下降的速率,不仅与种群个体随时间推移的存活或死亡数量有关,还与特定年龄的出生率有关。它是平均每雌体的产雌率(因为只有雌体才产生后代),但常将种群当作雌体产生更多的雌体来处理,从而暂不考

虑性比问题。表 4.3 是计算 r 值的一个实例,其中 x 、 l_x 的定义与上述存活生命表所表示的一样,新增加的 m_x 一栏代表特定年龄出生率, $l_x m_x$ 栏是各年龄组的 l_x 与 m_x 的乘积,其和 $\sum l_x m_x$ 称为净生殖率(R_0)(net reproductive rate)。因为 R_0 是从各年龄组的 l_x 、 m_x 计算出来的,它包括种群的出生率和存活率,也就代表经过一个世代以后的净增长率或定义为每世代的增殖率。

由于 R_0 是子世代个体数与母世代个体数的比值 $R_0 = N_T/N_0$, 所以 $N_T/N_0 = e^{rT} = R_0$ 。这里 T 为世代时间。取对数后得

$$r = \ln R_0 / T \tag{4.1}$$

因此,已知每世代的增殖率后还必须求出世代平均时间 T ,它以母世代生殖到子世代生殖的平均时间来度量,可通过下式得到其近似值(因为大部分种群后代不是同时出生的)。

$$T = \frac{\sum x l_x m_x}{\sum l_x m_x} = \frac{\sum x l_x m_x}{R_0} \tag{4.2}$$

根据表 4.3 计算,对加利福尼亚的沙丁鱼来说, $T = 4.111$ 年, $R_0 = 4.0125$ 。有了每世代的增殖率和世代平均时间,我们就能够求出种群的瞬时增长率:

$$r = \ln 4.0125 / 4.111 = 0.338$$

表 4.3 拟沙丁鱼(*Sardinops caerulea*)存活率和出生率生命表

x/a	l_x	m_x	$l_x m_x$
0	1.000 000 000	0	0
2	0.000 014 084	36 543	0.514 7
3	0.000 009 410	96 687	0.909 8
4	0.000 006 328	119 414	0.755 7
5	0.000 004 242	133 593	0.566 7
6	0.000 002 843	143 824	0.409 0
7	0.000 001 928	151 641	0.289 0
8	0.000 001 277	158 743	0.202 8
9	0.000 000 856	161 070	0.137 9
10	0.000 000 574	161 070	0.092 6
11	0.000 000 384	161 070	0.061 9
12	0.000 000 257	161 070	0.041 5
13	0.000 000 173	161 070	0.027 9

从这个例子可以看出,这种沙丁鱼种群增长速度是相当快的($R_0 = 4.0125$),已知这种鱼类的种群密度经历着较大的变化,上面计算所得较高的

净增殖率表明它在适宜条件下能快速增长来恢复其种群密度。

第二节 种群的数量变动与生态对策

一、种群增长的数学模型

严格的说,单种种群在自然条件下并不能存在,下面为了便于研究种群的增长与变动规律,首先分析单种种群。

某个种群经过一段时间后,其增长(或下降)可以用生物量的变化(ΔB)或个体数量的变化(ΔN)来表示。这些变化是由于这段时间内出生和死亡、个体的生长以及迁出和迁入的差数所决定的。研究种群增长模型通常只考虑个体数的变化,同时假设个体的迁入与迁出是相等的。

(一) 种群的指数式增长模型

这是一个理想种群在无限环境下的增长模型。假设该种群在开始时(t_0)的个体数为 N_0 ,经过一个世代(或一个单位时间,如一年)后,其个体数加倍,则在 1, 2, 3, \dots , n 个世代的个体数分别 $2^1 N_0, 2^2 N_0, 2^3 N_0, \dots, 2^n N_0$, 即

$$N_n = 2^n N_0 \quad \text{或} \quad N_t = N_0 \lambda^t$$

这里的 λ 即为每经过一个世代(或一个单位时间)的增长倍数,称为周限增长率(finite rate of increase)。

上面讨论的是世代不相重叠的情况,如果世代之间有重叠,种群的数量以连续的方式改变,则可用微分方程来描述这种指数式增长过程:

$$\frac{dN}{dt} = rN \quad (4.3)$$

$$\text{积分后得} \quad N_t = N_0 e^{rt} \quad (4.4)$$

瞬时增长率 r 和周限增长率 λ 的关系为: $\lambda = e^r, r = \ln \lambda$, 它们有四种情况并影响种群的变化(见表 4.4)。

表 4.4 瞬时增长率 r 和周限增长率 λ 的关系

r	λ	种群变化
r 为正值	$\lambda > 1$	种群上升
$r = 0$	$\lambda = 1$	种群稳定
r 为负值	$0 < \lambda < 1$	种群下降
$r = -\infty$	$\lambda = 0$	雌性无生殖, 种群死亡

上述种群的增长形式,称为几何级数式增长或指数式增长。以时间 t 为横坐标,个体数 N_t 为纵坐标作图,曲线呈“J”字型,所以指数式增长模型又称为“J”型增长模型(图 4.5)。如果知道了参数值 r ,只要给予初始种群 N_0 ,就能描述种群在无限环境中指数式增长的过程。

根据式(4.4)可以计算种群数量的加倍时间(doubling time),在海洋浮游植物种群增长中加倍时间(t)多以天(d)为时间单位:

$$N_1/N_2 = 2 = e^{rt}, \quad t = \ln 2/r = 0.69/r$$

加倍时间的倒数即为每天增加的世代数。

应当指出,自然种群只有在食物丰盛、没有拥挤现象、没有天敌等等条件下才能表现出短时间的指数式增长。在这种条件下,种群内每个个体的繁殖速度不变,种群以巨大速度增大,如浮游植物的“水华期”、害虫的暴发或细菌在新培养基中的生长。但是,这种指数增长不可能长期维持下去,当 N 达到上限时会立即下降。

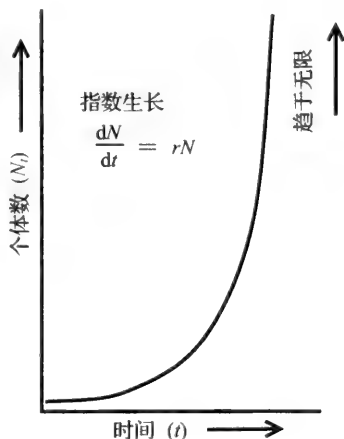


图 4.5 种群指数生长曲线
(引自 Emmel 1976)

(二) 种群的逻辑斯谛增长(饱和增长)模型

达尔文指出,没有一个自然种群能无限制地增长。种群增长实际上是有限的,因为环境是有限的,若种群按“J”型增长的话,大增长现象不可能持久,随后而来的必然是种群的大幅度下降。因此,无限的增长是暂时的,有限的增长是必然的。随着种群密度的上升,食物、空间……等条件对每个个体来说,日益恶化,被捕食和得病等机会也会增多,必然是死亡率增加,出生率降低,从而降低种群的实际增长率,一直到停止增长,甚至种群下降。根据以上分析,设想在一个稳定的环境里,使种群增长率降低的影响是随着种群密度上升而逐渐地、按比例地增加。即种群实际增长率随着种群密度本身的提高而降低。同时设想有一个环境资源可能容纳的最大种群值,称为环境负载能力(environmental carrying capacity),通常用 K 表示。当种群达到 K 值时,种群将不再增长,即 $dN/dt = 0$ 。逻辑斯谛方程(Logistic equation)就是用来描述这种增长模式,也称“S”型增长模式(图 4.6)。

逻辑斯谛方程的微分形式为

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(\frac{K - N}{K} \right) \quad (4.5)$$

从式中可以看出,种群数量(N)越接近环境负荷量(K)时, $(K - N)/K$ 之值越小,增长速度下降,当 $N = K$ 时,增长率即等于零,种群数量保持稳定。

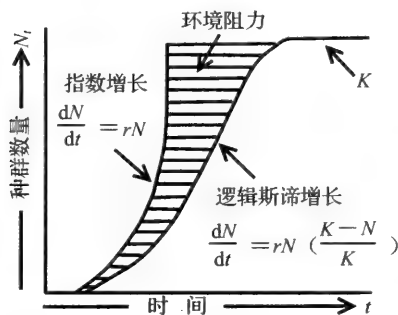


图 4.6 种群增长型

(引自 Kendeigh 1974)

逻辑斯谛模型描述的种群生长可以在单细胞藻类培养实验中表现出来。当浮游植物被接种到培养液以后,种群增长在开始时是缓慢的(恢复和建立细胞内必要的酶系和积累含氮物质为随后强烈的同化作用做准备),然后进入指数增长期迅速繁殖,细胞数每日可增加一至数倍。接着是指数增长后期,虽然种群继续有所增长,但增长速率逐渐下降(这是由于营养盐消耗和代谢产物积累等因素的影响),并逐渐达到一个相对平稳的阶段,繁殖率与死亡率几乎相等。

实际上,随着环境条件的进一步恶化,种群数量(密度)在平稳期之后可能会迅速下降(衰落期)。

逻辑斯谛方程所描述的增长动态既有在数学上简单的特点,又符合一些实验种群(如酵母菌、草履虫)的增长形式,因此它又有现实性的特征,因为自然界不存在无限的环境条件。

逻辑斯谛方程描述这样一种机制,当种群密度上升时,种群能实现的有效增长率逐渐降低。在种群密度与增长率之间,存在着负反馈机制,这是一种十分明显的密度制约作用(还有其他的方程式能形成“S”型曲线,只要负反馈因子是以某种方式随着密度而增加)。虽然“S”型增长理论尚不完善,但它是研究单种群动态和多种群间相互关系的理论基础。

海洋生物由于食物(营养物质)和空间的限制而影响种群增长的例子是很多的。Branch(1975)对南非岩岸的一种笠贝(*Patella cochlear*)的密度效应进行了研究,发现笠贝幼体在高密度时会增加死亡率。其原因是减少了定居空间,同时每个个体的食物供应也受到限制。相反的,种群密度较低时,幼体的死亡率较低,因为大部分幼体可在岩石表面定居,并且由于有充足的摄食空间,生长加快,能够达到较大的个体。所有这些都促进繁殖更多的幼体,然后这些幼体进入水中而与亲代群体的密度无关。这些数量较大的幼体选择波浪作用较强的地方沉着下来,形成较高的种群密度区;而在波浪作用较弱的地方形成较低的种群密度区,这样就完成了调节周期。

以上讨论的是高密度降低种群生长的例子,很多自然种群的情况是这样的。但是,也有一种情况,即在低密度时,种群增长随着种群密度的上升而增大,低密度可能使雌雄个体相遇机会减少,从而降低繁殖率。而随着种群密度的增大,繁殖率反而可能就提高。由此可见,种群大小对种群增长效应要从正的密度相关和负的密度相关两方面来考虑。

(三) 时滞影响的种群动态

当种群在一个有限的空间中增长时,随着种群密度上升而引起种群增长率下降的这种自我调节能力往往不是立即就起作用的。负反馈信息的传递和调节机制生效都需要一段时间,这就是种群调节的时滞,如机体以改变出生率和死亡率应答不利的拥挤情况所需的时间,它是种群数量产生波动的一个重要因素。

上面讨论的逻辑斯谛生长方程并没有考虑到时滞的影响。如果我们在模型中加入反应时滞(即从环境条件改变到相应的种群增长率改变之间的时滞),则:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left[\frac{K - N(t-T)}{K} \right] \quad (4.6)$$

式中, T 为反应时滞。加入反应时滞后的逻辑斯谛方程, Nicholson (1954) 称之为“延滞性密度调节型”(tardy density conditioned pattern), 其动态曲线有很多类型(图 4.7), 取决于 rT 之积。如果 r 值不变, 则时滞(T) 越长, 种群数量越不稳定。它表示“S”型增长中当种群数量达到环境负载能力时, 将可能下降或波动。

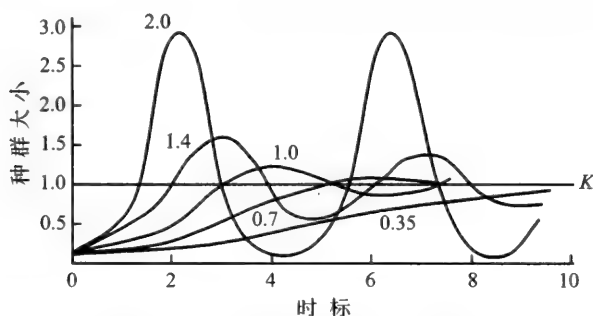


图 4.7 具不同时滞的逻辑斯谛增长模型所表现的种群增长动态(引自 Krebs 1978)

曲线边的数字是 r 与 T 的乘积

由于时滞影响,种群在开始时的增长速率比没有时滞更慢,但是,在超过平衡点后还会继续增长,称为“超越”。然后,高密度的拥挤效应引起种群密度下降,但同样由于时滞的影响,会下降到平衡点以下,这叫做“超补偿”。如果超越与超补偿相继出现,就形成振荡。

以上介绍种群增长的三种有代表性的模型。广义地说,“J”型增长是不完全的“S”型曲线增长,即突发性的限制效应出现在种群内自我限制效应尚未成为重要因素之前的情况。“S”型增长反映了许多生活史简单、体型小的生物的种群增长情况。而具时滞的种群增长模型则更能反映很多种群的增长情况,即开始时呈“S”型曲线增长,然后出现有中等程度的超越和超补偿波动现象。

二、自然种群的数量变动

(一) 自然种群数量变动

任何种群都有数量变动的特征,它是环境因素和种群适应性相互作用的结果。自然种群的数量波动,有的是有规则的波动,有的是不规则的波动。数量变动有季节变化、年变化和非周期性的变化三种类型。

1. 季节变化(seasonal variation)

季节变化是指种群在一年中的不同季节(月份)的数量变化,这是人们熟悉的情况,我们甚至可以预料不同种群的季节消长规律。一年中只有一次繁殖季节的种群,则该季节的种群数量最多,以后由于自然死亡或被其他动物捕食,其数量就逐渐下降,直至翌年的繁殖季节,例如温带水域不同浮游生物种群的季节变化也因不同种类繁殖高峰期而异。

各种生物所特有的种群季节消长特点,主要受环境的季节性变化和生物本身的生活史的适应性所调节,同时也受种间关系(主要是食物关系)所影响。

2. 年(际)变动(annual variation)

种群在不同年份之间的数量变动是很普遍的,它是种群动态中最引起人们注意的问题。

种群数量的年际变化常与环境(包括理化因素与食物条件等)有密切关系。一些洄游性鱼类往往从成体种群栖息地洄游到产卵场,产卵后成体再洄游到原栖息地。卵和刚孵化的幼体是漂浮性的,并被海流带到有充足食物(浮

游生物)的幼体栖息地,幼体在这里生长到一定阶段后再移栖到原成体栖息地(图 4.8)。在这个过程中,幼体能否从产卵场适时地漂移到幼体索饵地,取决于海流的流速和流向是否有变化。如果流速和流向有改变,则可能使幼体推迟或提前到达索饵地,幼体也因此而可能缺乏必需的大量饵料(浮游生物大量繁殖前)或错过食物繁盛期并因此而遭遇潜在竞争者和捕食者而导致幼鱼有极高的死亡率,使种群的补充量产生变化,种群数量就产生年际波动。

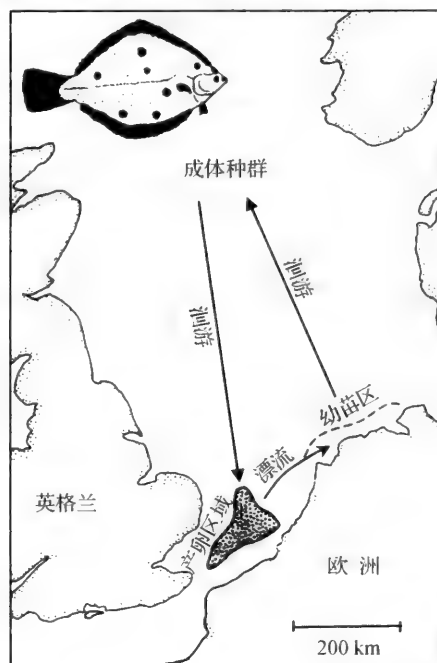


图 4.8 北海 *Pleuronectes platessa* 的洄游环路

(引自 Barnes & Hughes 1982)

种群数量也有不同年份的周期性波动,生态学家对此的认识还不多。最经典的例子是 Maculich 所记述的美洲兔和加拿大猓獾每隔 9~10 年,都可见到一个数量高峰年,平均是 9.6 年。在每一高峰以后,都可以见到一个迅速下降,大约回到原来的水平。比较短的 3~4 年的周期性波动也是陆地上许多北方啮齿动物的特点。在海水和陆地水域,许多鱼类的数量变动也有周期性(可以从渔获物产量的变化上表现出来)。例如,大西洋鲑表现出明显的 8~11 年周期,这个周期在其整个分布范围内都有发现。

不同种类的周期性波动幅度是不同的。例如沙丁鱼,无论在大西洋或太平洋,其渔获量在近 50 年内就变动 100 倍,北大西洋的鲱鱼和鳕鱼,丰产世代

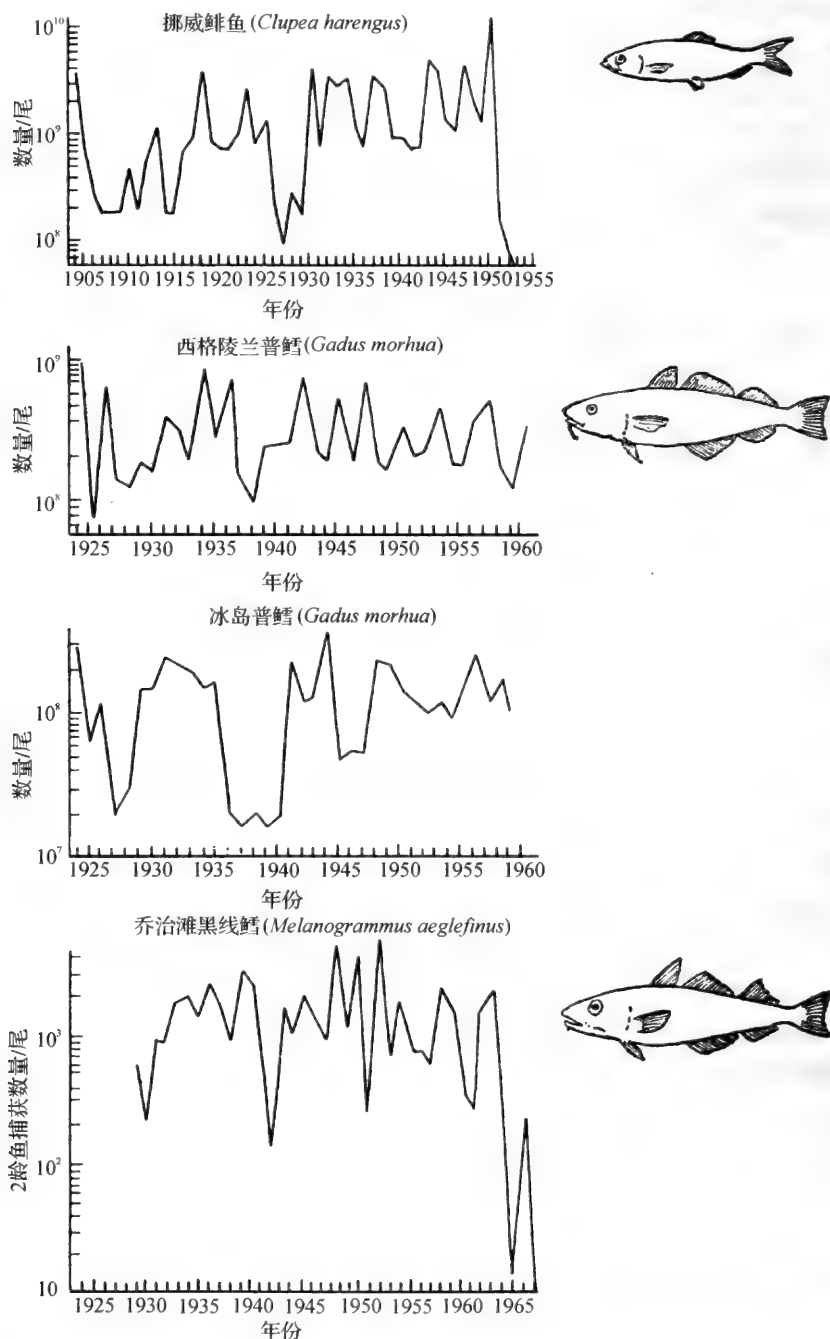


图 4.9 某些经济鱼群不同“年龄级”数量的变化(引自 Barnes & Hughes 1982)

比歉产世代高出几十倍。而加拿大和美国太平洋沿岸鳙鲈,1915~1945年间最高渔获量比最小渔获量只多1.5倍。图4.9示一些经济鱼群数量的年际变动。

决定种群不同年份数量周期性变动的原因目前了解得还很少。有人提出,太阳活动及其关联的具有一定周期性的气候变动可能是影响种群周期性变动的主要原因。例如,太阳活动引起气温、水温变化(鳕鱼渔获量变动与大西洋流的温度变化有关)。还有,太阳辐射与河流径流量有关,而河流径流量的减少可能引起某些鱼类的索饵条件恶化,从而引起数量的变动。此外,某些种群的年变化还可能与捕食者和被食者种群相互作用的周期变化有关。

3. 种群数量的非周期性变动

常是由环境的非周期性突然变化引起的,主要是一些突发性的自然灾害。人类活动对种群数量的非周期性变化也起很大作用,例如,在一定范围内,捕捞可以由种群调节机制给予补偿。当捕捞强度不超过种群所能适应的死亡限度时,种群将继续生存下去。如果捕捞强度持续超过种群调节机制的补偿能力,种群的数量则将减少直到其增殖能力完全受破坏的程度,从而招致种群的衰退甚至灭亡。

(二) 种群数量的相对稳定性

尽管种群的数量变动是普遍现象,但是种群数量也有相对稳定性的一面。在环境发生剧烈变化时,种群数量可能发生大幅度的变化。在条件相对稳定的情况下,环境生产力的限制使种群数量不会无限制地增长,它在生态系统各要素(包括各种种间关系)的相互作用下,进行能量交换和自然调节,维持一定数量的水平,只在一定范围内发生较小的波动,从而具有相对的稳定性。相对稳定性说明种群的变动有一定的上、下限,也可能有个长期的平均水平。当种群密度离开平均水平上升或下降时,就有一种使种群重返原来水平的倾向,这种倾向是随密度而变化,属密度制约负反馈。种群数量明显的减少(甚至灭亡)和增加(甚至猖獗)大都与环境的突变或人类的干扰有关。

对于种群数量的变动和相对稳定性问题,应该用辩证唯物主义的观点来加以分析。事物的运动变化是绝对的,平衡和统一是相对的。种群数量处于永恒的变动状态(有出生、死亡),但并不否认相对的稳定性和暂时的平衡。各种动物种群的稳定性程度并不一样,可划分为:种群数量极不稳定、较不稳定

和较为稳定的三种类型,这些不同的类型与其生态寿命长短及出生率高低有关。由于寿命与出生率情况很多,因此在稳定类型与不稳定类型之间,有一系列过渡的中间类型,各种动物的稳定性程度虽然有所不同,但是任何动物的种群都具有相对的稳定性。

三、 r 选择和 K 选择

(一) r 选择和 K 选择的典型特征

在复杂的自然环境条件下,每一种生物都具有其独特的出生率、寿命、大小和存活率等特征,这些特征反映其生活史类型以及它们与栖息地环境和生物特点相关的进化对策,是在长期的进化过程中,生物体与环境相互作用中形成的。这些相互关联的生态特征是组成不同种群动态类型的基础,是使生物在某环境中的适应性发展到最大限度的对策。 r 选择(r -selected)和 K 选择(K -selected)的概念可以对这些生活史类型作出合理的解释。这里的 r 和 K 即前面所述逻辑斯谛生长曲线的两个基本参数。 r 表示种群的内禀增长能力; K 表示环境所能负载的最大种群密度。

r 选择的这类生物可称 r 对策者(r -strategist),种群密度很不稳定,因为其生境不稳定,种群超过环境负载量不致造成进化上的不良后果,它们必然尽可能利用资源,增加繁殖,充分发挥内禀增长率(r)。这类动物通常是出生率高,寿命短,个体小,常常缺乏保护后代的机制。子代死亡率高,具较强的扩散能力,适应于多变的栖息生境。

K 选择的这类生物可称 K 对策者(K -strategist),其种群密度比较稳定,经常处于环境负载量 K 值上下。因为其生境是长期稳定的,环境负载量也相当稳定,种群超过 K 值反而会由于资源的破坏而导致 K 值变小,从而对后代不利。在这种稳定的生境里,种间竞争很剧烈。这类动物通常是出生率低、寿命长、个体大,具较完善的保护后代的机制。子代死亡率低,扩散能力较差,适应于稳定的栖息生境。其进化方向是使种群保持在平衡密度上下和增加种间竞争的能力。

从进化论的观点讲,生态对策是生物适应于不同栖息生境,朝这两个不同方向进化的“对策”。 r 对策者和 K 对策者是两个进化方向不同的类型, K 对策者把较多的能量用于逃避死亡和提高竞争能力, r 对策者把较多能量用于繁殖。

表 4.5 列出 r 选择和 K 选择的典型特征。

表 4.5 r 选择和 K 选择的生活史比较(引自 Lalli & Parsons 1997)

	r 选择 (机会种, opportunistic species)	K 选择 (平衡种, equilibrium species)
气 候	多变, 难以预测, 不确定	稳定, 可预测, 较确定
成体大小	小	大
生 长 率	快	慢
性成熟时间	早	迟
繁殖周期	多	少
幼体数量	多	少
扩散能力	高	低
种群大小	可变, 常 $< K$ 值	相对稳定, 接近 K 值
竞争能力	低	高
死 亡 率	高, 非密度制约	低, 密度制约
生命周期	短 ($< 1a$)	长 ($> 1a$)
水层与底栖的比率	高	低

(二) 生活史模式的多样化

生物种类繁多, 不同种类对竞争、捕食和环境变化有不同的对策。因此, 对于很多种类来说, 不能简单地归入上述 r 选择或 K 选择。实际上, 即使同一类生物, 其中有的比较趋向于 r 选择, 有的比较趋向 K 选择。就大的分类单位之间的生态对策加以比较, 可以把海鸟、海洋哺乳类视为 K 选择, 而把浮游植物、甲壳类等视为 r 选择。但是, 每一大类中也会有各种过渡类型。 r 选择和 K 选择是一个相对的概念, 不能以非此即彼的绝对化归类。例如, 海洋鱼类就有不同的选择偏向, 大部分海洋真骨鱼类是偏向于 r 选择, 或称开发性选择 (exploitatively selected)。它们产生数量很多的小型卵, 直径约为 1 mm 左右。每次繁殖可生产 $10^4 \sim 10^6$ 个卵, 小的幼体 (长 $3 \sim 10\text{ mm}$) 孵化后在水中经历一段危险的漂浮期, 幼体死亡率很高。据报道, 黑线鳕每天幼体死亡率 10% (Jones 1973), 一种鲽鱼, 每月的死亡率也达 80% (Cushing 1975), 一种北极鳕可产 400 万卵, 而平均只有 2 个卵能发育生长到性成熟的年龄。但是, 很多软骨鱼类 (鲨、鳐) 趋向于采取 K 选择, 或称饱和选择 (saturation selected), 其幼体在出生后能很好发育到与成体相似的阶段。每次产生的幼体比其他鱼类少得多。

浮游植物通常属于 r 选择的类别, 但如果深入分析, 也可发现有的也具有 K 选择的特征。下面我们分析一下浮游植物对环境营养物质含量的稳定性

具有的适应对策。在营养盐并非常年保持很高含量的某些温带海区,当出现营养盐丰富的时候,有些浮游植物种群(“r 选择”特征)充分利用这种暂时的营养富集而迅速增殖,直至由于大量繁殖产生光线的掩蔽作用和营养物质耗尽为止。相反的,在热带贫营养水域,常年环境稳定、光线充足但营养贫瘠。在这种情况下,那些能用最少能量繁殖的物种才成为竞争的胜者,其结果是那些对光照有较高要求、能从低浓度介质中有效吸收营养物质并以最大代谢速率利用营养物质的种类(“K 选择”特征),在资源短缺时比前一类浮游植物更具优势。

大多数海洋底栖动物的有性繁殖产生浮游性的卵和幼体,依赖海流以被动的(但却节省能量)的方式扩散,其扩散能力随浮游阶段的持续时间而定。在扩散过程中,卵或幼体的死亡率很高(遇到不利环境和被捕食)。扩散对种群的影响取决于适合定居的场所的空间分布及其稳定性状况,有一类底栖动物亲代产生小型卵且产卵量很大,卵黄含量很低,孵化的幼体很小,且需摄食水层中的浮游生物才能完成其发育过程。由于幼体可以从外界吸收营养,因此扩散的时间可以持续较久,扩散范围较广。例如,太平洋中一些棘皮动物的幼虫浮游时间可持续 36 周,使其有充分的时间随海流跨越大洋。但是,散布能力的增加是以增加幼虫死亡率为代价实现的。这类底栖动物趋向于采取 r 选择对策,是对无法预测的(不稳定的)栖息场所的一种适应。另一类底栖动物产生的卵卵径大(卵黄含量高),卵内储存的营养可在孵化前为胚胎提供营养直至完成整个变态过程。孵化的幼体个体也较大,对存活率更有利。但是,可供亲代产卵的能量是有限的,因此产卵量就较少。这种繁殖方式是对那些幼体空间扩散距离较近的、有可预见的定居地的一种适应,即趋向于 K 选择的对策。

(三) r 选择和 K 选择概念的实践意义

r 对策者的种群数量不稳定,但它有很快的种群增长速率,当超过环境负载量以后,其数量会迅速下降。由于它有很高的增殖能力,因此在数量很少时也不易灭绝。而 K 对策者种群数量较为稳定,反映在它们的增长曲线也有明显差异。从图 4.10 可以看出,K 对策者种群有一个稳定平衡点(S),当种群数量高于或低于平衡密度时,都有向平衡密度收敛的趋势。同时,K 对策者种群还有一个灭绝点(X),当种群数量低于 X 时则会走向灭绝。地球上很多珍稀物种都属于典型的 K 对策者,由于各种原因(特别是人类对其生境的破坏或无节制的捕杀),都面临着灭绝(或已经灭绝)的厄运。因此,我们特别要注

意对珍稀物种的保护,而 K 选择的概念就是保护珍稀物种的理论依据。

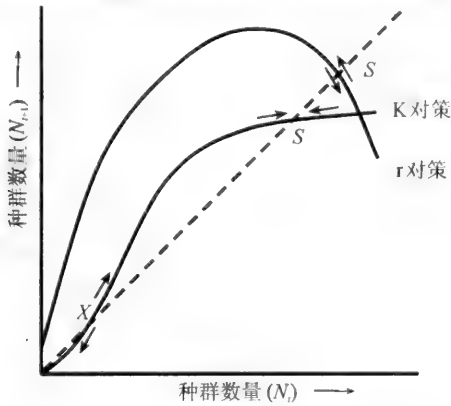


图 4.10 r 对策和 K 对策种群的种群数量
增长曲线(引自尚玉昌、蔡晓明 1992)
S 是稳定平衡点, X 是灭绝点

在海洋渔业生产实践中,同样也必须谨慎对待 K 对策者的资源保护。例如,大部分板鳃鱼类的低繁殖率和生长率的结果是它们经常不能维持资源的开发利用。一些渔业如加利福尼亚的鳍鲨(*Galeorhinus galeus*),澳大利亚的 *G. australis* 和角鲨(*Squalus acanthias*)等的开发都不很成功或者只有很少的渔获物。由于产生的幼体少,补充可能与亲代的密度或亲代的大小有关,当捕捞降低成体的密度时,补充就受到影响。相反的,大部分水层真骨鱼类的补充比较少受产卵量所影响,亲代群体减少对补充的影响较小,因为繁殖群体的减少并不必然地减少种群的增长速率。

r 对策者由于低密度下可以快速增长,所以只有一个平衡点 S,种群易在平衡点作剧烈波动,但没有灭绝点,这是很多有害生物(如害虫、杂草等)很难灭绝的原因。由于任何天敌的繁殖速度都赶不上这些典型的 r 对策者的种群繁殖速度,因此利用生物防治手段也难以有效控制其种群数量(天敌因素对 K 对策者的数量控制是很重要的)。

四、影响种群数量的因素和种群调节

自然种群的数量是处在不断变动之中,但也有不同程度的相对稳定性,种群调节(regulation of population)就是指种群变动过程中趋向恢复到其平均密度的机制。种群调节因素可分为非密度制约因素和密度制约因素两大类,也

可将它分为外源性因素和内源性因素两大类。长期以来,对于哪类因素是种群调节的决定性因素问题,不同学派有不同的见解。

(一) 非密度制约和密度制约因素

非密度制约(density-independent)因素:这类因素对种群的影响程度与种群本身的密度无关,即其作用的强度是独立于种群密度之外的,在任何密度下,种群总是有一个固定的百分数受到影响或被杀死。种群的密度是由出生率、死亡率所决定的,因此,非密度制约因素就是其影响程度与种群的出生率、死亡率无关。非密度制约因素主要是一些非生物因素,如温度、盐度、气候……等等。例如一次大的寒流或风暴,生活在潮间带或浅海区生物的个体将受害死亡,使种群数量大大减少。反之,有利的气候条件,则可提高生物的出生率,增加种群的数量。

密度制约(density-dependent)因素:这类因素的作用强度随种群密度而变动,当种群达到一定大小时,某些与密度相关的因素就会发生作用,而且种群受到影响部分的比例也与种群大小有关。密度制约因素主要是生物性因素。包括种内关系和种间关系(捕食、竞争、寄生、共生等等)。如一种传染病在密度大的种群中比在密度小的种群中更容易传播。藤壶、盘管虫常与牡蛎竞争附着基也与种群密度大小有关。

除上述划分的两类因素外,还把种群调节划分为内源性因素(内因)和外源性因素(外因)。前者指调节种群密度的原因在种群内部,即种内关系,如行为调节、内分泌调节、遗传调节。外源性因素指调节种群密度的原因在种群外部,如非生物因素和种间关系(竞争、捕食等等)。

应当指出,决定种群动态的是因素的综合作用,而不是单个因素的作用,而强调因素的综合作用,并不否定某个单因素的主导作用,决定种群动态的主导因素可因情况不同而变化,也可以在一定条件下相对地不变。

(二) 非生物环境因素

第一类影响种群动态的因素是理化环境因素,也是经常起作用、到处都存在的因素,它必然影响到生命活动,如生长、繁殖、死亡等各方面。理化环境条件(包括气候条件)决定着一种生物能否存活的大范围,而且在理化环境条件的变化中,影响着种群数量的波动。确有许多资料证明理化环境条件的改变与种群数量波动很好吻合,如厄尔尼诺现象导致秘鲁沿岸水温提高,下层富营

养水难以上升引起秘鲁鳀鱼种群大量下降。

强调非生物环境因素是种群动态的决定因素,即气候学派,认为气候因子是种群数量变动的主要动因,反对自然种群处于稳定平衡的概念,强调野外种群的不稳定性。Chapman(1928)的生物潜能(biotic potential)学说认为生物种群有一固有的增殖能力,称为生物潜能或生殖潜能,但实际上不能实现,环境阻力降低了这种潜能,其公式:

$$\text{种群增长} = \text{生物潜能} - \text{环境阻力}$$

(三) 生物因素

第二类影响种群动态的因素是种间关系。种间关系主要包括捕食作用、寄生作用和竞争共同资源(食物、空间或水体等)。例如,当鱼类在食物丰富即营养条件好的时候能加快生长,产生数量较多、质量较好(含脂量多、卵的大小整齐)的卵,仔鱼转为外源性营养时较为健壮,因而死亡率较低。而当环境的食物贫乏即营养条件差的时候,个体生长速度减慢,性成熟延迟,所产生的卵数量少、质量差,仔鱼死亡率提高,从而降低种群的补充量,使种群数量下降。

主张生物因子对种群调节起决定性作用的属生物学派,认为没有一个自然种群能无限制增长,因此,必然有许多限制种群增长的因素。一般情况下,种群也不至于下降到灭亡。因此,他们认为从长期来说,种群有一个平衡密度,即种群具有相对稳定性。澳大利亚经济昆虫学家 Nicholson (1933)认为理化环境因素只能改变种群的密度,但不能决定这些密度是怎样维持平衡状态的、怎样受限制的。生物学派的出发点是自然的平衡学说,认为,调节种群密度的因素主要是竞争,即竞争食物、竞争生活场所及捕食者、寄生者的竞争等。Nicholson 的论点被认为是生物学派的奠基石。

生物学派认为生物因子(种间关系)是决定种群数量变动的主要因子,气候学派认为气候因子是主要因子。前者是密度制约论者,后者反对按密度制约性划分因素,认为一切因素都与密度有关。有的学者提出折衷的观点,主张气候因子和生物因子都具有决定种群密度的作用,当视具体条件而异,代表人物是 Milne (1957)。此外,生物学派也提出当物种处于最有利的环境中,密度制约因素决定种群的数量;而当物种处于不利环境条件,或当环境条件变动激烈情况下,非密度制约因素决定种群数量变动。因而分布在条件较好的分布区中心地带的种群,生物因素起决定作用,而在条件差的边缘地带的种群,气候因素起决定作用。折衷的学派认为气候学派和生物学派的争论反映了他们工作地区环境条件的不同,因此强调的重点不同。

(四) 种群数量调节的内源性因素

内源性因素(自动调节因素)是指种群本身具有调节密度大小的各种因素,包括行为、生理和遗传等各种种内关系。

1. 行为调节

社群行为就是一种调节种群的机制,如社群等级和领域性。

社群结构的建立是以种内个体间的支配-从属关系为基础。社群内有两种对立的倾向,一种是互相吸引,另一种是表现为社群中个体间的不相容,即反对过拥挤的一种倾向。这两种倾向都是结成社群结构的基础。而每一个动物在社群中占有一定的地位。领域性就是一个(或一对、一家)动物在一段时间中保卫其所占有的特定地盘,当种群密度超过一定限度时,领域的占领者就不允许同种其他个体入侵的行为。

一种海鸟(塘鹅 Cannet)从周围海水中捕食鱼类,好像它们有“领海捕鱼权”似的。在这种情况下,只有占有地盘的鸟才能进行繁殖,这样就限制了该地区的鸟群数量。同样,在海滨生活的海豹,成年的个体占领一定区域,实行“一夫多妻制”,把“单身汉”排除在区域以外,使其不能在第一年繁殖。因此,只能有一定数量的老海豹占领海滨,这样就限制了种群的数量。此外,种群通过个体的迁移扩散来调节其密度也属于行为调节范畴。

2. 内分泌调节

当种群数量上升时,体内个体间的“紧张”或称社群压力(social stress)增加,使内分泌系统产生变化,一方面使生长激素分泌减少,生长和代谢受到障碍。另一方面性激素分泌减少,生殖受到抑制,使出生率下降。它主要用来解释哺乳类的种群调节。

3. 遗传调节

种群内个体遗传型上的区别,简单的如遗传两型现象,其中一型在种群密度增加或密度高时占优势,另一型在下降时占优势。当种群数量达到高峰时,由于社群压力增加,相互干扰加剧,自然选择有利于适应高密度但繁殖力低的一组基因型,种群数量就下降,这样通过遗传反馈,达到种群自我调节。遗传调节学说把生态学和遗传学联系起来,生态遗传学是目前许多学者注意的边缘科学。

自动调节学派认为内源性因素是决定因素,将研究焦点放在种群内部各个个体成员之间的相互关系上。他们的共同前提是种群密度影响种内的成员,使得出生率、死亡率和迁移发生改变;其共同观点是种群调节是物种的一种适应性反应,这对于种群内成员整体来说,能带来进化上的利益,因此,它将会经受自然的选择作用。

因为种群动态的机制是极其复杂的,生态学家在这方面的讨论特别热烈,由此产生许多不同学说来解释种群动态的机制。例如,早期有生物学派、气候学派,后来又发展了行为调节学说、内分泌调节学说等等。而且种群种类繁多,要用一个或有限的几个概括性的控制因子来解释所有的种群动态,即使不是绝对不可能,也是困难的。

种群调节问题是最复杂的生态学理论问题。这是因为种群数量变动与许多内外因素有关,而且生物种类繁多,有的种群本身有较强的自我调节能力,有的这种调节能力较弱或根本没有调节能力,情况复杂。一般认为,栖息于不稳定环境中的 r 对策者更多地经受非密度制约因素的作用,栖息于有利的稳定的环境中的 K 对策者则更多地经受密度制约因素的调节。美国著名的生态学家 Odum 认为:“在结构简单,受物理压力或其他不规则或难以预计的外部影响较大的生态系统中,种群数量通常是受物理因素所调节,例如天气、水流、化学限制因子、污染等等。在结构复杂、不受物理胁迫的生态系统中,种群通常受生物因素所调节。所有生态系统,都表现出强烈的倾向,即通过自然选择,种群都向自我调节进化(因为种群数量过剩对任何种群都是不利的!),当然,这对于受外因控制的种群是较难达到的。”

第三节 种群的衰退与灭绝

一、种群的建立和种群的衰退与灭绝

一个种群从原栖息地侵入到新的栖息地之后,经过适应新的环境和逐渐扩展,实现种群的增长,最后建立新栖息地的种群。随后,该种群的数量可能较长期地维持在一定水平范围内或经历有规律的波动(regular fluctuation)和无规律的波动(irregular fluctuation)。但是,不管种群建立后能持续存在多长时间,很难有一个种群能够永远地存在下去,最终都将走向衰退或灭绝(图 4.11)。一般认为,一个种群的数量减少到对群落其他种群的影响微不足道时,则这个种群就是处在生态灭绝(ecological extinct)的状态。

自然环境和生物群落的随机变化,都会引起种群数量的变化。例如,自然

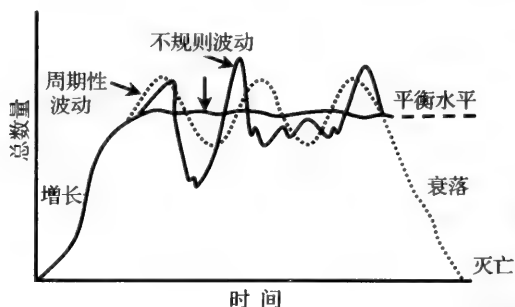


图 4.11 种群数量在时间过程中的动态
(引自 Clarke 1954)

灾害(如不正常的气候、风暴、地震等)有可能消灭一个种群中一定数量的个体,甚至一个地域的种群。在生物群落中某一特定种群的捕食者如果猖獗发展,或该种群的食物持续减少,以及受到寄生虫和疾病蔓延的影响,或者由于生物群落的演替等影响种群数量的外部因素,都可能导致一个大种群变成小种群。应当特别指出的是,人类的干预(包括破坏环境和掠夺性开发利用等)是当今造成很多种群衰退的重要原因。

当大种群衰落成为小种群时,种群的灭绝就是一个很现实的问题了。因为在这种状态下,种群灭绝的内在机制(包括遗传学的和统计学的因素)就将起重要作用。

根据以上种群动态分析,有的学者提出“最小生存种群”(minimum viable population, MVP)的概念,即“种群为免遭灭绝所必须维持的最低个体数量”。Shaffer(1981)试图为测定最小生存种群提供一种定量方法,即“对于任何一个生境中的任何一个物种,不论可预见的统计因素、环境因素、遗传随机性和自然灾害如何影响它,该种的最小生存种群或最小孤立种群能在 1000 年内有 99% 的概率保存下来。”同时,Shaffer 也强调了 this 定义是试用性的,认为生存概率可能在 95% 或 99%,时限也可以调整为 100 年或 500 年,关键在于最小生存种群数量对于如何保存一个物种的可能性做出定量估计。Lande (1988)强调对数量波动程度不同的种群来说,其 MVP 是有差别的,提出对于脊椎动物来说,保护 1000 个个体就可免于灭绝,而对于种群数量变化大的物种(如某些无脊椎动物和一年生草本植物)则要保护 10 000 个个体的种群才有效。有关种群生存力分析是利用统计、遗传、环境和自然灾害资料来估计一个种群在某一环境中生存的可能性,确定最小生存种群数量。目前有关生态学家正在尝试进行这方面的研究。

二、导致种群灭绝的内在机制

(一) 遗传变化——遗传变异性的丧失

种群内个体具有不同类型的基因,即等位基因(allele)是产生遗传变异性(genetic variability)的基础,遗传变异性可促使种群适应不断变化的环境。种群的数量与遗传变异性密切相关。大种群其杂合性水平最高,多型基因比例最大,等位基因的平均数量也最高。在小种群内,等位基因的频率从一个世代到下个世代会发生较大变化,当等位基因的频率很低时,它在各个世代丧失的可能性非常大,种群的遗传变异性最低。这种因机遇而逐渐丧失遗传变异性称为遗传漂变(genetic drift)(图 4.12)。

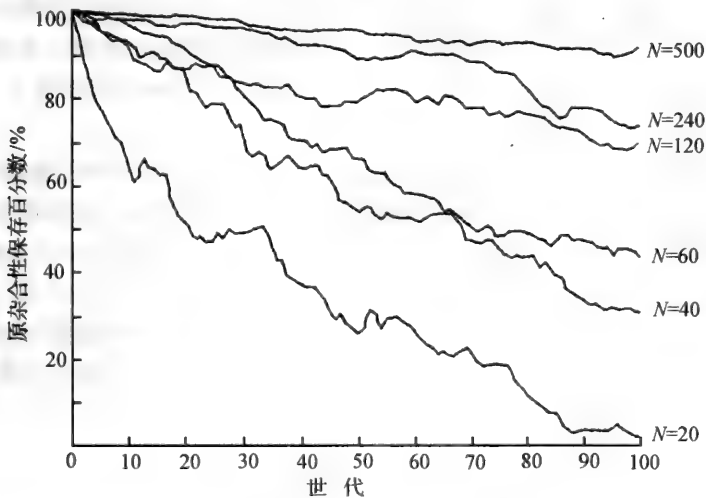


图 4.12 遗传漂变对大种群和小种群影响的差异
(转引自 Primack 1993)

遗传变异的丧失将限制一个种群对环境长期变化作出反应的能力, Allendorf和 Leary(1986)指出,稀有等位基因以及那些未显示出直接优势的等位基因的独特组合可能非常适应环境条件的变化(如重金属污染)。小种群的稀有等位基因丧失以及杂合性下降,导致没有多少合适的遗传选择来适应环境变化,结果促使该种群的灭绝。

此外,小种群比大种群容易出现近亲交配,从而产生近交衰退(inbreeding

depression),其特征是子代数量少或子代衰弱或子代不育。这是因为近交导致有害的等位基因得到表达,并对子代产生有害效应。

(二) 统计变化——种群数量的剧烈波动

在一个稳定的环境里,某个种群将不断增长直至达到环境的承载能力(K)为止,这时每个个体的平均出生率(b)与平均死亡率(d)相当,种群数量没有净变化(见本章第二节)。虽然个体产生后代的数量有差别,但只要种群的数量大,种群的平均出生率就可基本保持不变;与此类似,种群的平均死亡率也基本保持不变。可是,当种群个体数量一旦下降到某一水平以后,个体出生率和死亡率的差异就开始引起种群数量的上下随机波动,平均出生率可能高于平均死亡率,或反之。当种群数量向上随机波动(出生率大于死亡率),将受到环境承载能力的限制,种群可能重新向下波动。如果种群数量很少且随机波动又是向下的(死亡率大于出生率),种群对下个世代的统计波动就更加敏感,最终可能导致灭绝。也就是说,一旦种群由于多种原因而变小,则统计变化变得更加重要,种群走向灭绝的可能性更大。

随机统计变化对于出生率低的物种(K 选择)来说,其灭绝的概率更大,因为这些物种从种群数量偶然减少中恢复过来需要较长时间(见本章有关生态对策的内容)。同时,一旦其种群密度低于一定值时,它们就很难找到配偶,影响其繁殖过程,平均出生率就将下降,使种群变得更小,这就是本章已讨论过的 Allee's 效应。此外,种群密度变得太小时,也会影响一些喜欢成群捕食的动物的有效捕食或影响其发挥社会结构的功能(如自我防卫、抵御攻击等),种群数量的不稳定性加剧,导致种群进一步衰落甚至灭绝。

三、灭绝旋涡

综上所述,自然灾害、环境变化或人类干扰会引起种群数量的随机波动,导致大种群变成小种群,而小种群更易引起遗传变异性的丧失和出现近交衰退。同样,小种群因统计变化也更易导致种群数量继续下降,导致更大的统计波动和更大的灭绝概率。这里应当强调的是,环境变化、统计变化和遗传因子的共同效应使得由一个因素引起的种群数量下降反过来又加剧其他因素的敏感性,产生旋涡效应(图 4.13),加速种群走向灭绝,这种旋涡效应被比拟为灭绝旋涡(extinction vortices)。一个物种的所有种群都灭绝了,这个物种也就从地球上消失。

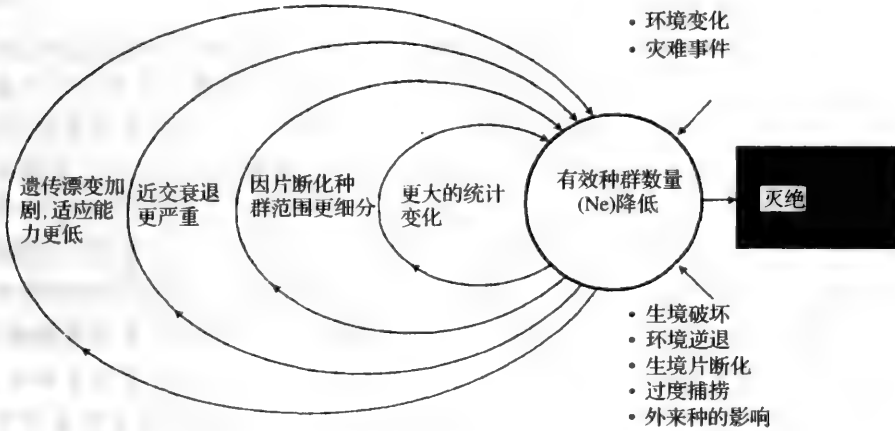


图 4.13 灭绝旋涡示意图(引自 Primack 1993)

灭绝旋涡使种群数量逐渐降低,导致物种的局部灭绝,当物种进入旋涡时,其种群数量逐渐降低,于是进一步增加了旋涡的负效应

本章提要

1. 种群是指特定时间内栖息于特定空间的同种生物的集合群,是生态系统中生物组分的基本单位。种群具有与个体不同的属性,不同种群在空间分布、数量变动规律和遗传学等方面有各自的特征。种群的数量动态是种群生态学研究的主要内容,研究种群数量变动规律在理论上和实践上都具有重要意义。

2. 出生率和死亡率是种群数量变动的基本参数,不同种群的繁殖率有很大差别,高出生率是对高死亡率的一种适应。种群的年龄结构与性比例对出生率和死亡率有重要影响。

3. 生命表有动态生命表和静态生命表,通过生命表可以分析种群出生、死亡过程,还可以分析环境条件变化对种群动态的影响,因而是种群动力学研究中的有用工具。

4. 种群增长可以用数学模型来表示。种群逻辑斯谛增长模型的主要参数是瞬时增长率(r)和环境负载量(K),它描述一种与密度有关的反馈机制,具有数学上简单的特点,又符合一些实验种群的增长形式。具时滞的逻辑斯谛增长模型反映了负反馈信息的传递和调节机制生效之间的时滞,它是形成

种群增长曲线产生波动的一种机制。

5. 自然种群的数量经常处于变动之中,包括季节波动、年(际)波动以及非周期性波动。这些波动既有种群本身的因素(如繁殖周期),更多的是外部因素引起的(如食物丰歉、被捕食强度、环境条件的变化、人类的干扰等)。种群也具有相对稳定的特征,主要受环境生产力和其他资源限制以及受各种种间相互关系所制约。

6. 每一种生物都具有独特的出生率、寿命、大小和存活率等特征,这些特征反映其生活史类型,是它们适应栖息地的环境和生物特点所选择的进化对策。 r 对策者适应于变化大的环境,具有产生后代多、死亡率高、生活周期短、扩散能力强等生活史特征; K 对策者生活于较稳定的环境中,具有出生率低、死亡率也低、寿命长和扩散能力差等生活史特征。 r 对策者把较多能量用于繁殖,而 K 对策者把更多的能量用于提高竞争能力。

7. r 对策者的种群数量极不稳定。由于它有很高的繁殖率,因此可以快速超过环境的负载能力,随后种群数量就迅速下降。由于有很高的增殖能力,因此在数量很少时也不易灭绝。 K 对策者种群数量较稳定,一般不会超过环境负载能力,当它们的数量下降到一定程度以后,由于繁殖率很低,种群不易恢复,可能导致灭绝。因此,对典型的 K 对策者要特别注意保护。

8. 种群调节的因素可归纳为非密度制约因素和密度制约因素两大类,前者主要是一些非生物因素(如温度、盐度、气候等),后者主要是种内和种间的生物因素(如种内的拥挤效应、种间的捕食、竞争、寄生、共生等)。在结构简单、受物理压力或其他不规则或难以预计的外部影响较大的生态系统中,种群数量通常是受物理因素所调节;而在结构复杂、不受物理胁迫的生态系统中,种群数量通常受生物因素所调节。

9. 当种群数量由于某种原因大幅度下降成为“小种群”时,由于近亲交配可导致遗传变异性丧失(近亲衰退)、子代数量少、存活率低。同时,小种群中出生率和死亡率的变化(统计变化)比大种群更容易导致种群数量的剧烈波动。当种群数量向下波动时,对这种统计变化更加敏感。因而,由于小种群的近交衰退和统计变化共同效应使得由一个因素引起的种群数量下降反过来又加剧对其他影响因素的敏感性,加速种群走向衰退甚至灭绝。当前,人类干扰是造成很多种群衰退与灭绝的主要因素。

10. 概念与术语:种群(population),种群密度(population density),阿利氏规律(Allee's law),集群现象(schooling),斑状分布(patchiness),年龄级比(age ratio),年龄分布(age distribution),优势年龄组(dominant age class),性比(sex ratio of population),生态出生率(ecological natality),生态死亡率(ecological

mortality), 生命表(life table), 动态生命表(dynamic life table), 静态生命表(static life table), 内禀增长率(intrinsic rate of increase), 周限增长率(finite rate of increase), 加倍时间(doubling time), 环境负载能力(environmental carrying capacity), 逻辑斯谛方程(Logistic equation), r 选择(r -selected), K 选择(K -selected), K 对策者(K -strategist), r 对策者(r -strategist), 种群调节(regulation of population), 非密度制约(density-independent) 因素, 密度制约(density-dependent) 因素, 生态灭绝(ecological extinct), 最小生存种群(minimum viable population), 等位基因(allele), 遗传变异性(genetic variability), 遗传漂变(genetic drift), 近交衰退(inbreeding depression), 灭绝旋涡(extinction vortices)

思考题

1. 什么是种群? 种群有哪些与个体特征不同的群体特征?
2. 什么叫阿利氏规律? 种群的集群现象有何生态学意义?
3. 种群数量变动受哪些种群参数的影响, 影响自然种群数量变动的主要外界因素是什么?
4. 动态生命表与静态生命表有什么不同? 为什么说应用生命表可以分析种群动态及其影响因素?
5. 种群逻辑斯谛增长模型的假设条件是什么? 为什么说该模型描述了种群密度与增长率之间存在的负反馈机制?
6. r 选择者和 K 选择者的生活史类型有哪些差别? 举例说明种群生活史类型的多样化。
7. 为什么鲨鱼的持续性渔业开发不易成功? 为什么说人们更应该注意珍稀物种的保护?
8. 种群调节的主要因素有哪些?
9. 试从小种群对遗传变异性 and 统计变化的敏感性分析种群灭绝的内在机制。

第五章 海洋生物群落中的种间关系

学习目的:学习本章要掌握生物群落中种间食物关系的生态学意义和捕食者与被食者的辩证关系,了解食性分化及其适应性意义,掌握高斯假说和种间竞争的基本原理、生态位(包括基础生态位和实际生态位)的基本概念及其与种间竞争的关系,了解生态位分化的几种主要方式以及海洋生物之间各种共生关系及其生态学意义。

第一节 种间食物关系

种间关系主要表现在营养关系(即食物关系)上,也表现在生存空间及其他方面的相互依赖、相互作用上,如竞争及各种共生现象等等。正是这些相互关系,把群落中各种生物联系在一起,构成错综复杂的生命之网。它们是在长期进化过程中形成和发展起来的,对增加生态系统的稳定性有重要作用。这里先介绍种间食物关系。

生活于同一生境中不同生物的捕食和被捕食关系是最重要的一种种间关系。一般所指的捕食现象(predation)是指生物群落中一种生物(捕食者 predator)吃另一种生物(被食者 prey)的现象。但是,广义地说,寄生现象也是一种捕食现象,而同类相食(cannibalism)是一种特殊捕食现象,即捕食者与被食者属于同一种类,这种现象在海洋生物中也是常见的。

一、海洋动物摄食的基本类型和食性分化

(一) 动物食性的基本类型

1. 按照食物的性质分

① 植食性动物(herbivore):又称食草动物,海洋的植食性动物主要是个体很小的浮游动物(桡足类等),它们以浮游植物为生。此外,还有一些沿岸植食性动物可取食大型海藻。

② 肉食性动物(carnivore):这类动物以取食别的动物为生。海洋中的肉食性动物种类很多,它们摄食浮游动物和其他无脊椎动物或鱼类。

③ 食碎屑动物(detritivore):摄食悬浮的或沉积物中的碎屑(包括其中的一些微细生物),底栖动物中的食碎屑者最多。

④ 腐食性动物(saprovore):主要取食动物的尸体。

2. 按取食方式分

① 滤食性动物(filter feeder):滤食性动物利用各种滤食结构(如浮游动物附肢刚毛组成的滤器)过滤水中食物。在海洋上层生活的种类主要是滤食浮游生物,在深海底生活的种类主要是滤食有机碎屑。它们又可分为主动滤食和被动滤食两种方式。滤食动物是水环境特有的生态类群,自原生动物至哺乳动物都有营滤食方式的代表。

② 捕食性(或掠食性)动物(predator):捕食性动物捕食其他动物,如凶猛性鱼类。多数捕食者(如金枪鱼、鲨鱼)运动速度很快,且有敏锐的眼睛和锋利的牙齿,它们常捕食数量很大的鲱鱼、沙丁鱼。

③ 啃食性(或啃食性)动物(grazer):啃食植物和附生藻类的动物。如很多腹足类软体动物,以锉状齿舌刮食植物和大型固着藻类。

④ 食沉积物动物(deposit feeder):以海底沉积物中有机碎屑(包括其中的中小型底栖生物)为食的动物。它们取食的方式也是多种多样的,沙蚕、海蚯蚓、刺海参等是连同底泥一齐吞咽,白樱蛤利用其吸水管吸取沉积在海底上的有机碎屑。

(二) 动物对食物的选择性

目前,对于海洋动物的营养研究越来越多,大量材料说明,很多海洋动物不是毫无区别地对待任何食物生物的,而是有一定的选择性。动物对其周围环境中原来有一定比例关系的各种食物对象,具有选择某几种食物的能力。例如,很多桡足类选择一定大小的浮游植物作为食物。

表示动物对食物的选择性,可以应用选择指数(E)来确定,其公式为

$$E = \frac{r_i - P_i}{r_i + P_i} \quad (5.1)$$

式中, r_i 为食物中某一成分的质量百分数; P_i 为食料基础中该种成分的质量百分数。这个公式计算出来的选择指数为+1至-1的范围,选择指数为0时表示没有选择性。

查明动物对食物的选择性不但对了解种间关系具有理论上意义,而且在生产上有重要的实践意义。

(三) 食性特化的适应意义

动物食性的特化程度表示动物取食的食物种类的多少。取食的食物种类越少(狭食性动物),其特化的程度就越高;取食的食物种类越多(广食性动物),食物的特化程度就越不明显。从进化的角度看,这两类都是生物对其生活条件以及种间食物竞争的适应,而且各有其优越性和局限性。

首先,特化程度是动物对不同地区食物丰富程度和稳定性的一种适应,因此与动物的生活范围和地理分布有关。狭食性通常是在所取食的一种或几种食物很丰富而且其蕴藏量又十分稳定的条件下形成的,它们的生活范围和地理分布的范围小。狭食性海洋动物并不常见。相反的,在环境条件比较复杂,食物得不到充分保证(或食物生物的季节交替明显),动物取食的种类就要增加。广食性动物多分布在食物种类多,但每种食物的蕴藏量较少,且季节变化明显的海区。种类的变异性和生态可塑性比较大,种的分布区也较大,但种群的密度较小,数量变动也较明显。总的来说,海洋动物的食性特化程度比陆地上小,因此海洋动物的食物关系比较复杂。

其次,食性特化是对种间关系,特别是种间竞争关系的一种适应。通常,互相竞争的动物所要求的食物种类越相似,竞争者的种类越多,竞争关系就越剧烈。动物在进化过程中,为减轻食物竞争而出现两种适应性趋向,一是划分分布区,避免相近种类在同一地区取食,二是改变食物种类,其适应意义都是使各个种占据不同的营养生态位(trophic niche)(见第二节)。由此可见,动物食性的特化是在生存竞争中对一定的环境条件的适应而形成的,这种适应是相对的、有局限性的。

此外,同一种动物食性会在一定范围内发生变化,这种变化表现在不同年龄、不同性别、不同季节和不同地理区域等方面。在海洋动物中,不同发育阶段的食性转变是很常见的,也是动物对环境长期适应的结果,以便充分利用食物资源,保证种的繁荣发展。在人工养殖海洋经济动物时,根据这种食性转变及时提供适宜的饵料品种是很重要的。

二、捕食者和被食者的辩证关系

捕食者对被食者的种群数量能起重大的影响,这是容易理解的。例如,由于捕食性鸟类(如秋沙鸭和翠雀)捕食很多太平洋鲑鱼的幼鱼,使这种经济鱼类资源减少;如果去除害鸟,就能提高鱼苗和幼鲑的存活率并使入海的鲑鱼增

加。同样的,有人用鳃网去除捕食大麻哈鱼的凶猛鱼类,使仔鱼的存活率提高,入海时的平均体重更大,并且洄游回来的成鱼数也有增加。

但是,捕食者与被食者的相互关系及其意义并不这么简单,因为如果没有捕食者,被食者的种群可能产生剧烈波动。长期去除捕食者动物,可能破坏捕食者-被食者系统的平衡,引起后者的过度增殖而最终出现“崩溃”的局面,因此,捕食者对被食者种群的相对稳定也起重要作用。另一方面,捕食者往往首先捕食那些没有个体领域的“剩余”个体,后者如果不死于捕食,也必然要死于其他原因,当捕食者是捕食被食者中那些体弱或有病的个体时,不仅对被食者的繁殖和增长并无损害,反而对提高被食者的种群素质有利。

由此可见,捕食者和被食者(包括寄生者和宿主)的相互关系是很复杂的。捕食者不仅吞食被食者,同时对被食者的种群调节也起重要作用。反之,被食者的种群数量变化对捕食者也有影响(即食物丰歉)。有时两者甚至形成难以分离的相对稳定系统,或者说互为生存条件。

海洋中有很多可以摄食多种不同类群动物(或植物)的广食性动物,当一种食物变得稀少时,它们就转为捕食另一种被食者,这样可以阻止被食者密度进一步降低;反之,当一种被食者密度较高时,它们可能更多地捕食这种被食者,从而阻碍后者密度继续上升,因而有避免被食者种群剧烈波动的作用。

捕食者和被食者的复杂关系是在生态系统长期进化过程中形成的。在共同进化中,对于捕食者来说,自然选择有利于更有效的捕食,而对被食者来说,自然选择有利于逃避捕食。

三、洛特卡-沃尔泰勒(Votka-Voterra)的捕食模型

逻辑斯谛增长模型所指出的反馈作用主要说明由于生存空间和食物资源的不足而造成种内竞争加剧,出生率下降而死亡率提高。事实上,对自然种群的数量调节还有种间竞争及理化因素的影响。下面这个模型说明一个捕食者物种和一个被食者物种,在理想的环境中可能产生周期性的振荡。

洛特卡-沃尔泰勒捕食模型是一个世代相连续的模型,其假定条件是在没有捕食者的条件下,被食者按指数式增长

$$\frac{dN}{dt} = r_1 N \quad (5.2)$$

式中, N 为被食者密度; t 为时间; r_1 为被食者的内禀增长能力。

对于捕食者而言,假定在没有被食者的条件下,种群按下式减少,即

$$\frac{dP}{dt} = -r_2 P \quad (5.3)$$

式中, P 为捕食者密度; r_2 为捕食者在没有被食者时的瞬时死亡率。

假如捕食者和被食者共存于一个有限的空间内, 那么被食者的种群增长率就会因有捕食者而降低, 这个降低的因素还随着捕食者密度而变化, 因此

$$\frac{dN}{dt} = (r_1 - \epsilon P)N \quad (5.4)$$

这就是被食者种群方程, 其中 ϵ 是测度捕食压力的常数。可以设想, 如果 $\epsilon = 0$, 那么 ϵPN 这一项等于零, 表示被食者完全地逃脱了捕食者的捕食。 ϵ 值越大, 就表示捕食者对于被食者的压力也越大。

同样, 捕食者种群的增长率也将依赖于被食者的种群密度。捕食者种群方程:

$$\frac{dP}{dt} = (-r_2 + \theta N)P \quad (5.5)$$

式中, θ 是测度捕食者捕杀被食者效率的常数。 θ 值愈大, 捕食效率越大, 对于捕食者种群的增长效应也就越大。

方程(5.4)和(5.5)就是洛特卡-沃尔泰勒的捕食者-被捕食者的模型。它们的解答具有这样的特征: 一个捕食者种群和一个被食者种群在理想的环境中有可能产生周期性的振荡, 即捕食者和被食者种群动态是随着时间的改变, 被食者的密度逐渐增加, 捕食者的密度也随着增加, 但是时间上落后一步(即时滞), 由于捕食者密度的上升, 必将减少被食者的密度, 而随着被食者密度的减少, 捕食者也将减少, 从而又造成了被食者增加的条件, 于是又重复以前的过程, 如此循环不息。

应当指出, 在自然界, 由于捕食者种群和被捕食者种群常受到环境随机变化的影响, 而且往往是多种捕食者和被捕食者交互地作用着(在海洋生态系统中更为明显), 因此, 从目前资料看, 像洛特卡-沃尔泰勒所提出的这样简单的捕食者-被食者模型所预测的动态并不常见。不过自然界确实存在着种群的周期性波动的事例, 这种现象可能有捕食者-被食者模型系统本身产生的周期性振荡, 也可能有其他一些人们尚未分析出来的原因引起周期性振荡。因此, 了解洛特卡-沃尔泰勒的捕食模型有助于在分析自然现象时作为参考。

四、食物联系的生态学意义

① 生态系统中各种不同类型的生物通过食物联系能够有规律地依次利用从自然界得到的物质和能量, 并且使这些物质和能量在生态系统内得以循环与流动, 因此, 食物联系是构成生态系统功能的基础。

② 食物联系影响种群以及群落的结构与动态,成为各种生物数量变动的重要调节因素。捕食者与被食者具有一定程度相互依存的辩证关系,这种关系是保持生态系统稳定性的一个重要机制。

③ 不同种个体之间的对抗性矛盾常常表现为吃与被吃的矛盾,所以食物联系直接或间接地决定种间矛盾斗争的发展和变化。食性的特化就是减轻种间竞争程度的一种适应,其结果对充分利用环境的食物资源和实现不同种类共存有重要意义(见第二节)。

第二节 种间竞争和生态位理论

一、种 间 竞 争

种间竞争(interspecific competition)是生物群落中物种关系的一种形式。是指两个或更多物种的种群对同一种资源(如空间、食物与营养物质,等等)的争夺。通常,在同一地区内,种类越多,竞争就越激烈。一般认为,种间竞争就物种而言,脊椎动物比无脊椎动物较为常见;就食性而言,肉食者比草食者较为常见。

(一) 高 斯 假 说

Gause (1934)首先用草履虫做实验来说明物种的竞争排斥现象,他以两种分类上和生态上很接近的草履虫,即双小核草履虫(*Paramecium aurelia*)和大草履虫(*P. caudatum*)为实验材料,开始时分开培养它们,给它们相同而定量的食物(一种杆菌),在完全相同的环境下,两种草履虫都表现出典型的“S”型增长曲线,即都繁殖到环境负载量所能容纳的最大密度。他再把两种草履虫混合培养,发现开始时两种都有增长,但双小核草履虫增长快一些,并于16d后只有它能生存,而这两种草履虫之间没有分泌有害物质,主要原因是一种增长较快,另一种较慢,由于共同竞争食物而排挤了另一种(图5.1)。如果大草履虫与一种袋状草履虫(*P. bursaria*)放在同一培养基中时,则两种都能存活,并且达到一个稳定的平衡。这两种草履虫虽也竞争同一食物,但是袋状草履虫占据培养基的底部,即在没有大草履虫竞争的空间生活。

在这些研究基础上形成了高斯假说(Gause's hypothesis)或竞争排斥原理(principle of competitive exclusion),即亲缘关系接近的、具有同样习性或生活方式的物种不可能长期在同一地区生活,即完全的竞争者不能共存,因为它们

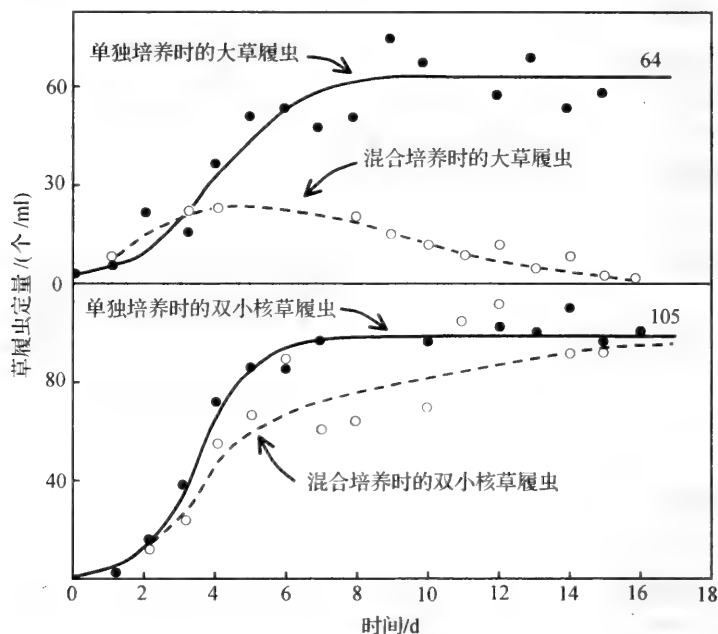


图 5.1 两种草履虫单独和混合培养的种群动态(引自 Odum 1971)

的生态位没有差别。如果它们在同一地区出现,它们必定利用不同的食物,或在不同的时间活动,或以其他方式占据不同的生态位,否则就不能长期共存。

Hutchinson 指出,高斯假说有两个例外。第一,由于环境因素强烈的作用(如天敌和不适宜气候及食物关系),种群被抑制在一个低密度水平上。第二,因环境不断地发生变动,竞争的结果不能达到一定的平衡(即在能够充分利用环境的可能性之前,环境已经变化了)。

这两种例外可以说明为什么浮游植物群落中通常有许多数量较少的种类能够与优势种共存的事实。一种可能是浮游植物群落中,当种间竞争尚未达到对抗排斥程度时,外界理化环境已先变化(环境的不稳定性),因此某些种群所取得的优势尚不足以排斥其他种群的存在。另一种可能是浮游生物种间关系(如生化的相互作用)以及浮游动物的选择性滤食等等因素抵消了某些种群竞争上的优势,从而有利于多种群的混合平衡。

(二) 洛特卡-沃尔泰勒的种间竞争模型

洛特卡和沃尔泰勒分别根据逻辑斯谛增长方程提出两物种间的竞争模

型:

假如有两物种是互相竞争的,即彼此影响种群增长,则逻辑斯谛模式中的 $[(K-N)/K]$ 项应再增加一项表示影响种群增长的因素。于是,在两个互相竞争的物种中:

物种甲在竞争中的种群增长方程是

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1 - \alpha N_2}{K_1} \right) \quad (5.6)$$

物种乙在竞争中的种群增长方程是

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - N_2 - \beta N_1}{K_2} \right) \quad (5.7)$$

上两式中的 α 和 β 分别表示物种甲和乙的竞争系数。

从理论上讲,两物种竞争的可能结果有三种:

① 物种甲取胜,物种乙被淘汰,这种情况发生在 $K_1 > K_2/\beta, K_2 < K_1/\alpha$ 的时候。

② 物种乙取胜,物种甲被淘汰,这种情况发生在 $K_2 > K_1/\alpha, K_1 < K_2/\beta$ 的时候。

③ 平衡时物种甲和物种乙共存,这种情况发生在 $K_1 < K_2/\beta, K_2 < K_1/\alpha$ 的时候。

另外,当 $K_1 > K_2/\beta, K_2 > K_1/\alpha$ 时,可能出现平衡,但这种平衡是不稳定的。

通过洛特卡-沃尔泰勒的种间竞争模型分析,从理论上可以看出,在进化发展过程中,两个生态上接近的种类产生剧烈竞争,竞争的结局可能是一个种完全排挤掉另一个种,或者在一定条件下两个种形成平衡而共存。

二、生态位基本理论

(一) 生态位的概念

高斯认为:由于竞争的结果,两个相似的物种不能占有相同的生态位,而是以某种方式彼此取代,每个种在食性或其他方面都有各自的特点。由于竞争排斥原理与生态位概念关系密切,下面专门讨论一下生态位的概念。

生态位(niche)是一个既抽象而含义又十分广泛的生态学专有名词。生态位的概念最早是 Grinnell 首先应用的,他把生态位看成是生物对栖息地再划分的空间单位(因此有的将生态位称为小生境,即一个栖息地中不同生物占

有其中的不同部分), 含有空间生态位(space niche)的意思。并且指出, 在一个动物区系内没有两个长期建立的物种具有完全一样的生态位。后来 Elton 提出“生态位是物种在其生活环境中的地位以及它与食物和天敌的关系”(因此有的称为生态龛或生态灶), 含有营养生态位(trophic niche)的意思。Whittaker(1975)认为, 在一个群落中, 一个种与其他种相关联的位置为其生态位, 即每一个种在群落中都有不同于其他种的自己的时间、空间位置以及在生物群落中的机能地位。

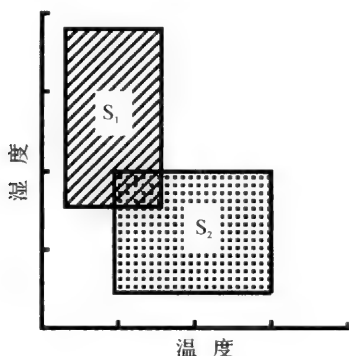


图 5.2 物种 S_1 和 S_2 的生态位空间

模式图(引自 Krebs 1978)

图中只表示应用两个环境变量描述的

Hutchinson(1957)利用数学上的点集理论, 把生态位看成是生物生存条件的总集合体, 提出超体积生态位(hypervolume niche)的概念, 即“一个生物的生态位就是一个 n 维的超体积, 这个超体积所包含的是该生物生存和生殖所需的全部条件”。例如有两个环境变量, 温度和湿度, 决定每一物种能够存活和增殖的范围, 它可以用图 5.2 来表示, 其中方块 S_1 和 S_2 表示两个物种的生态位空间(niche space), 而且有一部分重叠, 这个图用了两个环境变量, 但环境变量还能增加到三个、四个和更多(例如 pH 值、食物……), 因三个变量就形成

体积, 更多变量就形成 n 维空间, 哈奇森称之为超体积。哈奇森定义的优点是能对生态位进行定量描述和研究, 从而使这方面的研究工作大为推进。

根据很多生态学家对生态位概念的见解, 我们可以这样来理解生态位这个概念, 生态位是指一种生物在群落中(或生态系统中)的功能或作用, 生态位不仅说明生物居住的场所(占据的空间), 而且也要说明它吃什么、被什么动物所吃、它们的活动时间、与其他生物的关系以及它对群落发生影响的一切方面。就是说生态位是某一物种的个体与环境(包括非生物的和生物的环境)之间特定关系的总和。

生态位的研究与很多重要的生态学理论问题(如种间竞争、物种多样性、群落结构与功能等)有密切关系, 在现代生态学的基础理论研究中占有十分重要的位置。

(二) 生态位与种间竞争的关系

1. 基础生态位与实际生态位

基础生态位与实际生态位的概念也是哈奇森提出来的。他认为生物群落中,某一物种所栖息的理论上最大空间,即没有种间竞争的种的生态位,称为基础生态位(fundamental niche),但是实际上很少有一个物种能全部占据基础生态位。当有竞争者时,必定使该物种只占据基础生态位的一部分,这一部分实际占有的生态空间,就称为实际生态位(realized niche)(见图 5.3)。竞争种类越多,使某物种占有的实际生态位可能越来越小。

基础生态位的收缩部分除了生物之间的相互影响(如竞争和捕食),也包括生物本身对某些环境条件的选择性,它比生物能够适应的环境条件范围更小。

Gray(1981)对生活于欧洲潮间带沙滩的小型多毛类 *Protodriloides symbioticus* 分布进行的研究结果,可以很好地说明基础生态位和实际生态位的概念。这种多毛类在实验室内耐受的溫度范围是 4~34℃,盐度是 18~55,而现场的温盐度变化并不超过这一范围。但是,在均匀的海滩上,这种多毛类却是斑状分布。研究表明,这种生物在 5~25℃ 的溫度范围内是选择 15℃。另外,根据实验结果, *P. symbioticus* 对光线的选择范围相当于在现场的沉积物表面下 4~5 mm 处,可是对氧的选择则是氧的饱和带,在自然海滩上,即处在表面。综合以上各因素,这种多毛类多栖息于表层下 1.5~2.5 cm 的砂层里。最后,砂粒的大小,以及其中的细菌种类也对其分布起重要作用, *P. symbioticus* 可辨认不同种的细菌,成斑状分布很主要是与选择对它有利的细菌有关。研究还发现,这种多毛类不进入有腹毛类(*Turbanella hyalina*)栖息的沙滩中,这种回避是对 *T. hyalina* 释放的一种化学物质的反应,也即这种化学物质通过干扰竞争限制了上述多毛类潜在的小生境。以上这些研究结果说明实际生态位和基础生态位(在这里也可译为实际小生境和基础小生境)的差别。可见生态位是一个

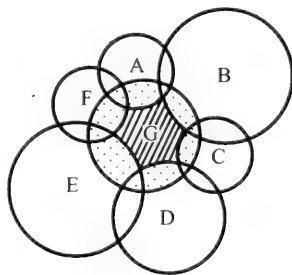


图 5.3 物种 G 的基础生态位(点区 + 斜线区)和实际生态位(斜线区)的理论模型(引自尚玉昌、蔡晓明 1992)

6 个竞争物种(A、B、C、D、E 和 F)对物种 G 都占有竞争优势

大小,以及其中的细菌种类也对其分布起重要作用, *P. symbioticus* 可辨认不同种的细菌,成斑状分布很主要是与选择对它有利的细菌有关。研究还发现,这种多毛类不进入有腹毛类(*Turbanella hyalina*)栖息的沙滩中,这种回避是对 *T. hyalina* 释放的一种化学物质的反应,也即这种化学物质通过干扰竞争限制了上述多毛类潜在的小生境。以上这些研究结果说明实际生态位和基础生态位(在这里也可译为实际小生境和基础小生境)的差别。可见生态位是一个

含义十分丰富的生态学专有名词,它与种间竞争,群落结构、功能等很多重要的生态学理论问题有密切关系。

Hutchinson 的 n 维超体积模型虽然可以定量地研究生态位,但实际上不可能掌握和测定影响生物的所有因素。在上面这个例子中,实际上也仅是测定几个因素而已。人们在研究 K 对策者的生态位时发现,竞争常常借助于小生境的利用、所吃食物的不同和活动时间的差异而大大减弱,因此可以将生态位的维数减少到栖息地点、食物对象和活动时间的三维空间,这就使生态位成为切实可行的研究对象了。

2. 种间竞争与生态位分化

同一生境中不同种生物共同利用某一种环境资源时,就因生态位重叠而产生种间竞争,可能有三种基本情况:

- ① 生态位完全重叠,结果可能是竞争力强的将竞争力弱的种类排除;
- ② 两个种的生态位只有部分重叠,各自还占有一部分无竞争的生态位空间,在这种状况下两个种可能共存,但竞争优势种终将占有那部分重叠的生态位空间;
- ③ 两个种的生态位基本不重叠,这种情况很可能是已经回避竞争的结果。

高斯假说说明,初看起来两种生物在生态上好像很接近,共居于一地,但经过深入研究,就能找出其生态上的重要区别,即它们在栖息空间(小生境)、占用的食物或活动时间以及其他习性方面是有差异的。

在同一地区内,生物的种类越丰富,种间为了共同食物(营养)、生活空间或其他资源而出现的竞争是越激烈的,这样,对某一特定物种占有的实际生态位就可能越来越小。其结果是在进化过程中,两个生态上很接近的种向着占有不同的空间(栖息地分化)、吃不同食物(食性上的特化)、不同的活动时间(时间分化)或其他生态习性上分化,以降低竞争的紧张度,从而使两种之间可能形成平衡而共存。因此,竞争在自然界的生存斗争和进化中起着极其重要的作用。

现在,可以把上述高斯假说和种间竞争的问题小结如下:①如果两个种在同一稳定的群落中占据了相同的生态位,一个种终究将消灭,或被迫改变生态位。②在一个稳定的群落中,没有任何两个种是直接的竞争者,因为这些种的生态位有差别,所以减少了它们之间的竞争,使自然界形形色色的生物物种各就各位,达到有序的平衡。③群落乃是一个相互起作用的、生态位分化的种群系统。群落中的种群有其一定的生态位,在它们对群落的空间、时间、资源的

利用方面,以及相互作用的可能类型,都趋向于互相补充而不是直接竞争。因此,由多个种群组成的群落就要比单一种群更能有效地利用环境资源,同时可能增强了系统的稳定性。

种间竞争与生态位分化的理论在生产实践上也有重要意义。例如,在引种方面为了使移殖成功,要求引入适合当地“空生态位”的种类。在养殖生产方面,要充分利用水体立体空间和食物资源,合理搭配养殖的品种,促使系统的能流和物质流渠道畅通,就能取得较好的生态效益和经济效益。

3. 生态位分化(niche differentiation)的几种方式

生态位分化的方式多种多样,下面列举几例。

① 栖息地的分化(habitat differentiation):栖息地分化的例子很多,例如对生活于美国佐治亚盐沼的二种招潮蟹栖息地进行研究,发现不同种选择的底质是不同的。一种(*Uca pugnator*)栖息于开阔的沙质地,另一种(*Uca pugnax*)多栖息于覆盖沼泽草的泥质地,各有自己喜好的挖穴底质。

② 领域的分化(territorial differentiation):例如,北大西洋和北太平洋海岸各种海鸟尽管它们的食性和生殖周期几乎完全相同,因而有相同的需要,但是它们觅食的区域各有不同。小海鸟(*Ptychorhamphus aleuticus*)体型最小(体长 18 cm),飞得最远,其觅食范围多在离巢 12 km 以外。鸽海鸟(*Cephus columba*)体型较大(体长 27 cm),多在离巢 0.2 km 以内觅食。

③ 食性的分化(feeding differentiation):食物对象的分化是一种很常见的现象,一些亲缘关系很近的、栖息于同一生境的种类,经仔细分析,就可以看出它们之间的食性分化。例如,栖息于夏威夷潮线下珊瑚礁的 8 种腹足类软体动物芋螺(*Conus*),其中 *C. pennaceus* 只摄食其他腹足类(其他 7 种都不摄食腹足类),*C. abbreviatus* 只摄食矶沙蚕,其余 6 种的食性也都有明显的分化(表 5.1)。由于每个种都有自己最偏爱的食物,因此这些近缘种能够分布在同一生境内。

还有研究发现,两种鸬鹚(*Phalacrocorax carbo* 和 *P. aristotelis*)虽然在同一水流摄食、同一峭壁上营巢,但它们的营养生态位是有区别的,前者主要是捕食底栖的比目鱼和底栖无脊椎动物;后者主要捕食水体上层自由游泳的鱼类和沙鳗。

④ 生理的分化(physiological differentiation):Schad(1963)发现十多种寄生在海龟(*Testudo graeca*)大肠内的尖尾虫对氧和二氧化碳的需要不一样,也就是缺氧呼吸和 pH 值的适应性不一样。

⑤ 体型的分化(body-size differentiation):体型大的动物需要能量多,小的

需要少。但大的遭受敌害的机会多,小的比较容易逃避捕食者,因此它们在竞争中有可能共存。海星 *Pisaster ochraceus* 和 *Leptasterias hexactis* 可在竞争中共存,是因为前者较大而具侵略性,而后者具较高的能量吸取率。

表 5.1 芋螺属(*Conus*)中 8 个物种的食性分化(引自 Kohn 1959)

种 名	腹足类	肠鳃类	沙 蚕	矾沙蚕	蛭龙介	其他多毛类
<i>flavidus</i>	0	4	0	0	64	32
<i>lividus</i>	0	61	0	12	14	13
<i>pennaceus</i>	100	0	0	0	0	0
<i>abbrevialis</i>	0	0	0	100	0	0
<i>ebraeus</i>	0	0	15	82	0	3
<i>sponsalis</i>	0	0	46	50	0	4
<i>rattus</i>	0	0	23	77	0	0
<i>imperialis</i>	0	0	0	27	0	73

表中数字为食物对象的百分比。

第三节 共生关系

海洋生物之间除了捕食者-被食者之间的食物关系外,不同种类之间还有一些关系密切程度不同的组合。这些组合关系有的是对双方无害,而更多的情况是对双方或其中一方有利,这种两个不同生物种之间的各种组合关系总称为共生现象(symbiosis)。生物的共生关系无论在陆地上或在海洋中均有存在,不过,海洋生物的共生现象更多、关系更为密切。

一、共生现象的类别

根据两种生物之间组合关系的密切程度,把共生关系再区分为下面几种主要类别:

1. 共栖(commensalism)

共栖是两种生物生活在一起,彼此之间一方受益、另一方并不受害的一种组合关系。其中获益的一方称为共栖者(commensal),它是主动的,另一方称为宿主(host)是被动的。共栖者可以生活或附着于宿主体上,也可以生活在宿主体中,如呼吸腔、消化道或开口于体外的其他空腔,这种共栖关系又叫寄

食现象(inquilinism),与寄生现象不同。

2. 互利(mutualism)

互利是两种生物的个体联系在一起而相互受益、相互依存的关系。互利在海洋植物和动物之间以及不同动物之间是很普遍的。互利有时是共生的同义词,但近来多数生态学家认为,共生现象涵义更广,包括共栖、互利、寄生、偏害和原始合作等组合关系,因为共生就是共同生活。

3. 寄生(parasitism)

寄生生物(寄生者)是生活在另一种生物体表面或体内而从寄主(宿主)获得营养的生物,因此寄生通常是一种对抗性的相互作用。寄生在许多情况下可以说是捕食现象的一种特殊形式,但寄生者通常比宿主的个体小。

4. 偏害(amensalism)

偏害有时也叫“他害”(allelopathy),也是一种对抗性关系。即一方受抑制,另一方不受影响,例如赤潮生物大量繁殖对海洋动物的不利影响。

5. 原始合作(protocooperation)

这是指两种生物生活在一起,互受其益,但二者之间并非是不能分离的。

应当指出,上述共生关系是生物长期演变的结果。例如,最初的共栖关系,可能是一种生物允许另一种生物生活在它的附近或它的体表或体内。如果“客人”从中得到一点好处而不干扰“主人”,此种关系即能持续下去,所以许多生态学家认为寄生和互利都是从共栖演变而成的。

二、藻类-藻类之间的共生关系

典型的例子是蓝藻与某些硅藻的共生。例如,念珠藻科的胞内植生藻(*Richelia intracellularis*)可在硅藻类的根管藻(*Rhizosolenia*)和梯形藻(*Climacodium*)的细胞内共生。当硅藻细胞分裂时,其中的胞内植生藻可转移到两子细胞一边,其丝状体的顶端异形胞(具有固氮能力)则朝向硅藻的壳面(图5.4)。胞内植生藻也可着生在角毛藻(*Chaetoceros*)的细胞外面(外共生)。大部分蓝藻是生活在热带、亚热带海区,由于它有固氮作用,增加了硅藻的营养盐供应,从而促使生活在氮源经常贫乏的热带海区的硅藻大量繁殖,有时甚至可形成水华。

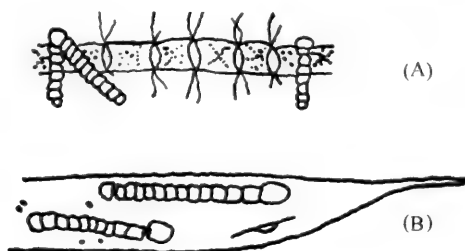


图 5.4 胞内植生藻与硅藻的共生(引自郑重等 1984)

(A) 着生在角毛藻细胞外面; (B) 根管藻的细胞内共生

三、藻类-动物之间的共生关系

(一) 共生生物的组成

海洋植物和动物的共生关系主要发生在单细胞藻类(或其细胞的某些部分)与很多种海洋无脊椎动物之间的关系。

1. 藻类共生者的类别

与无脊椎动物共生的藻类基本上有两种类型,最常见的是具有完整细胞和无脊椎动物的组合,另一种类型是仅具细胞功能性部分(如叶绿体)和无脊椎动物的组合。

藻类共生者根据其颜色可分为三类:虫黄藻(或称动黄藻 *Zooxathellae*)是指那些呈现棕色、金黄色或棕黄色的种类。虫绿藻(或称动绿藻 *Zoochlorellae*)是指那些显出绿色的种类。此外还有较少的一类叫虫蓝藻(*Cyanellae*)是带蓝色的种类。虫黄藻是最普通的共生藻类,主要是甲藻,但也包括少数硅藻和隐藻。虫绿藻主要生活于淡水,包括绿藻纲的一些种类。虫蓝藻则属蓝藻类,但迄今未能对其中的种类进行明确的分类,它们是海绵动物和浮游硅藻中常见的共生藻类。

2. 动物共生者的类别

藻类-原生动物共生关系广,出现于水层中营浮游生活的放射虫亚纲(*Radiolaria*)的种类,如透明等棘虫(*Acanthometra pellucida*),也发现于浮游有孔虫类(如拟抱球虫属 *Globigerinoides*),此外,在海洋纤毛类的原生动物中也有

发现。

藻类-腔肠动物共生是最普遍的。实际上几乎所有热带浅水的海葵、软珊瑚、扇形柳珊瑚、石珊瑚在它们的组织中均有动黄藻共生,甚至某些热带水母(如 *Cassiopeia*)也有动黄藻共生。

温带海区的水母体中共生藻类没有像热带海区的那样普遍,但是也发现几种海葵保留有这类藻类细胞共生。

此外,藻类也共生在海绵动物,栉水母类(如瓜水母 *Berië*)、环节动物(如 *Eunice*)、棘皮动物(如 *Ophioglyph*)和被囊类(如 *Didemnum*, *Tridemnum*),具这种共生关系的其他动物还有扁虫和软体动物,后者通常局限于腹足类软体动物(gastropod),这些动物仅保留藻类细胞的叶绿体。据报道,无脊椎动物中有 160 属的一些种类具藻类共生者,其中在原生动物和腔肠动物中最为普遍。

(二) 共生者形态和功能变化及共生关系的生态学意义

藻类-无脊椎动物之间的共生关系通常是很密切的,属于上述的互利关系,常引起藻类细胞和无脊椎动物解剖学上和生理功能上的一些变化。例如,大部分海洋共生藻类是甲藻,在与动物共生时,通常会失去其运动鞭毛,身体上的纵沟也随之消失,细胞壁变薄(图 5.5)。与扁虫(*Convoluta*)共生的动绿藻,甚至连细胞壁也消失了。如果将上述藻类从动物体中重新分离出来进行培养,则它们将长出鞭毛和细胞壁或其他在自由生活时的典型结构。

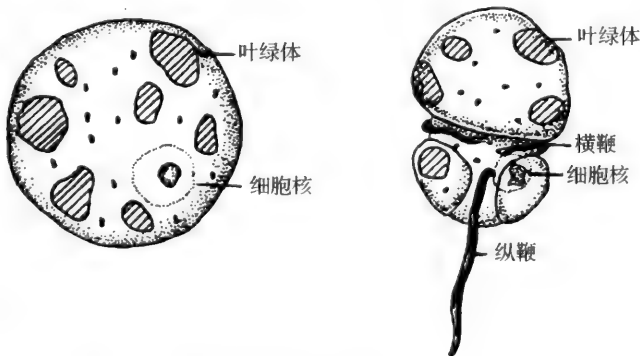


图 5.5 共生和自由生活时的动黄藻细胞形态(引自 Nybakken 1982)

动物共生者的变化在不同种类中是不一样的,与共生关系的相互依赖性程度有关。有的珊瑚与动黄藻共生时会缩小其触手的长度,表明这些触手已

不能有效地用来捕获浮游动物。在某些软珊瑚中,消化区缩小退化,已不适于消化动物食料。还有一个最普遍的现象,即所有与藻类共生的无脊椎动物都生活在很浅的水层,以便有足够的供藻类细胞进行光合作用。

藻类-无脊椎动物共生关系对双方都有利。某些水母类与藻类共生时,这些藻类能利用水母体内的代谢产物,而水母可利用藻类光合作用产生的 O_2 来进行呼吸。在藻类-珊瑚共生关系中,珊瑚虫可以从动黄藻得到营养和增加其沉淀碳酸钙的能力,而动黄藻则从珊瑚虫的新陈代谢废物中获得其所需要的营养盐。实际上,大部分与无脊椎动物共生的藻类仍保留细胞的完整性,它们在光合作用中制造的富能物质(如甘油分子)能输送给动物,而藻类所需要的无机盐类则从动物转移给藻类细胞。此外,由于共生藻类光合作用过程产生氧气,动物就可能获得更多的氧气,特别是在动物密度较大的情况下,这种供氧方式有更重要的意义。

四、动物-动物之间的共生关系

海洋动物之间的共生关系是普遍的,特别是在海洋的表层和浅水区。热带海区的这种共生关系比在温带海区的更为普遍和引人注目。根据其共生组合的密切程度分别叙述如下:

(一) 海洋动物之间的共栖现象

生活在其他动物体外的海洋动物共栖者叫外共栖者(epizoite),而生活在其他动物体内的称为体内共栖者(endozoite)。前者在有些情况下仅是随机地定居于行动缓慢的或固着的无脊椎动物体表,而更多的情况是真正的共栖,即“客人”会寻找其特定的“宿主”。例如,许多无脊椎动物的体表、消化道或鳃中有特化的纤毛虫类原生动物生活着。一种纤毛虫 *Ellobiophyra donocis* 只选择在一种双壳类 *Danax vittalus* 的鳃上生活。营体内共栖的纤毛虫也常见,例如北美冷温水中的一种绿色大海胆(*Strongylocentrotus drobachiensis*)的肠管中有多达 7 种纤毛类原生动物生活着。共栖现象在许多门类的动物中都有出现。

通常,共栖者是获益的一方,与获取食物有关系,也与生活空间、基底、庇护和携播(phoresy)有关。例如,隐藏在水母和海葵的触手之间来回游弋的小鱼,既能在遇敌时得到海葵刺细胞的保护,又可从宿主获得一些残食。图 5.6 示双鳍鱼(*Nemus*)和僧帽水母(*Physalia*)的共栖关系。在长刺海胆的刺间有

小鱼生活,其作用也是依靠宿主提供庇护。鲫鱼以吸盘吸附在鲨鱼腹部或海龟腹面,可以摄食鲨鱼或海龟的食物残屑。豆蟹(*Pinnothere*)寄居在双壳类软体动物的外套腔内也是以宿主作为掩蔽和摄食场所的共栖现象。

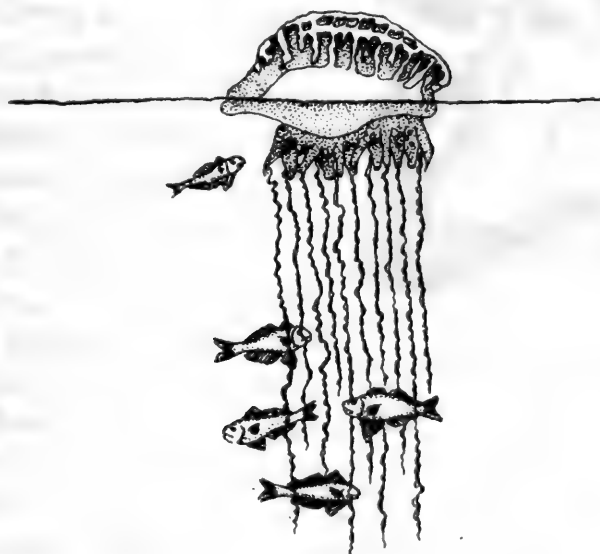


图 5.6 掩蔽在僧帽水母触手间的小鱼

(二) 海洋动物之间的互利现象

两种动物生活在一起对双方都有利的这种互利关系在海洋动物之间也是常见的。一个最明显的例子是各种蟹和海葵之间的互利组合。很多海蟹的壳上有海葵附着(图 5.7)。值得提出的是,具有这种互利关系的海葵大部分是



图 5.7 蟹和海葵的共生关系(引自 Nybakken 1982)



图 5.8 隆头鱼在清扫石斑鱼的口腔
(引自 Nybakken 1982)

属于 *Calliactis*、*Paracalliactis* 和 *Adamsia* 这三个属的种类,它们除了与蟹共生外,很少生活在其他基底上。蟹和海葵的共生关系是很密切的。在这种组合中,蟹得到海葵的保护,免受捕食者之害,并可借助海葵刺细胞作为捕获食物和进攻性武器;而海葵可以随蟹移动,并利用蟹摄食过程中产生的食物碎屑作为自己的食物。还有一种特殊的互利关系,即所谓“清洁行为”。在热带珊瑚礁中生活的一些小鱼(如隆头鱼 *Labroides* spp.)或小虾会清除其他较大的鱼的外寄生者。在这个过程中,“清洁工”小鱼、虾常在突出的珊瑚礁或砾石上建立“清洁站”,被清洁的鱼类来

到清洁站安静地让清洁工“工作”,有时候,“清洁工”甚至可以进入被清洁鱼的口和鳃腔去清除寄生虫(图 5.8)。这些“清洁工”在这种清扫过程中获得食物。被清洁的大鱼则由于清除掉各种寄生虫而变得“愉快”和健壮。

海洋动物和细菌的互利共生:

有些生物发光是由与动物共生的发光细菌产生的,主要是生活于大洋中层的鱼类和头足类中。在这种与发光细菌的互利共生关系中,细菌能从这些大动物中获得营养,而鱼类或头足类可利用发光细菌发出的光用于各种防卫和进攻目的。

(三) 海洋动物之间的寄生现象

海洋中的寄生现象也是很普遍的,几乎各个门类都有寄生的代表。寄生者有寄生在寄主的体表、消化道和其他向外开放的腔内以及各种器官、组织甚至细胞内的。最常见的是寄生蔓足类寄生在蟹类的腹部,依靠树根状的突起吸取寄主体内的营养。我国浙江舟山群岛沿岸及邻近海域有 3 种寄生蔓足类和 9 种十足类甲壳动物寄主,寄生者对寄主的生长、发育和形态都有影响。例如粗腿厚纹蟹无寄生的雌体平均体长和体重分别为 32.1 mm 和 10 400 mg,而被寄生的个体仅为 26.4 mm 和 8200 mg。这是由于寄生者对寄主体内营养物质消耗所致。在对寄主发育方面也有明显的影响。在同一生殖种群中,无寄生的个体雌性怀卵率达 45%~86%,而被寄生的个体全部不怀卵。还有

的研究发现,被 *Hemioniscus balani* 寄生的藤壶 (*Balanus balanoides*) 其雌性生殖腺丧失发育能力,被蛞蝓寄生的长腕寄居蟹的生殖器官发育阻滞,精巢或卵巢退化。

寄生与捕食现象类似,是抗性矛盾,但它与捕食现象有差别。除了寄生者生物比寄主的个体小得多以外,寄生者通常较捕食者有更高的生物潜能,它们的构造、代谢和生活史更为特化,且对寄主有特异性。

海洋生物中还有一类寄生现象是同一物种内的寄生。例如,深海有些动物雄性个体常寄生在雌体上是为了有利于繁殖,这种现象与深海动物种群的稀少有关。有一种叫琵琶鱼的深海鱼类,当雄鱼幼小阶段找到雌鱼后,就用牙齿嵌入雌体的一侧,使自己永远附在雌鱼体上,直接从雌体获取营养。以后大部分器官的功能退化,仅生殖腺继续发育至成熟。在雌鱼生长过程中,雄鱼最后几乎完全被埋在雌体肌肉中,成为雌体侧瘤状的寄生物。如果幼小的雄鱼找不到雌鱼时,就会饥饿而死亡。这种寄生现象对种族的繁衍有重要意义。

五、生物之间的生化相互关系

生物之间的生化相互关系主要是指生物的代谢产物对其他生物具有相互联系与制约的作用,有的相互促进,有的相互吸引,有的相互排斥。生物间这种生化关系的研究在陆地的植物、昆虫、哺乳动物等的种间(包括种内)进行了很多工作,而在海洋生物之间的生化关系研究报道很少。由于它有重要的理论意义和应用前景,因此已引起海洋生态学家的极大重视,近年来有关这方面的研究日益增多。

(一) 初生代谢产物和次生代谢产物

生物体内化合物通过一系列化学反应(它们都由特定的酶所调节)的合成和分解过程统称为代谢作用,包括合成代谢和分解代谢两类。初生代谢产物(primary metabolites)是所有生物以相同的代谢途径合成的,如糖、氨基酸类、普通的脂肪酸、核酸类以及由它们形成的聚合物(多糖、蛋白质、酯类、RNA 和 DNA 等等)。很多生物也利用其他代谢途径,产生一些“天然产物”,称为次生代谢产物(secondary metabolites),如某些氨基酸、脂肪酸和多酮化合物、甾醇类、萜类、木质素和多种生物碱,等等。

次生代谢产物在生物之间(包括种间和种内)的相互关系起重要作用,不过,次生代谢产物与初生代谢产物之间并没有截然分开的界线,后者提供很多

小分子作为次生代谢的需要,而且这两种代谢作用也是相互联系的。

(二) 浮游生物之间的生化相互作用

在这方面,浮游生物学家进行了自然生态观察和实验生态研究,已经积累了不少资料。

四尾栅藻(*Scenedesmus quadricauda*)的培养液经过滤后,滤液用来培养板星藻(*Pediastrum boryanum*),后者不能生长,可是如果把培养液煮沸,就会失去抑制作用。

小球藻(*Chlorella vulgaris*)能分泌一种叫小球藻素(chlorellin)的抗生素来抑制菱形藻(*Nitzschia frustulum*)的生长。

多甲藻(*Peridinium polonicum*)能分泌一种叫 golenodin 的抗生素来抑制栅藻、杜氏藻(*Dunaliella* sp.)的生长。

赤潮生物骨条藻(*Skeletonema costatum*)的滤液能促进黄藻类滑盘藻(*Olisthodiscus luteus*)的生长,而在滑盘藻增殖的滤液中,骨条藻明显受到抑制。

在浮游植物与细菌的生化相互关系上也有一些研究进展。据报道,很多海洋细菌会产生维生素 B₁₂和 B₁,它们有促进藻类(如裸甲藻)繁殖直至产生赤潮的作用;而赤潮发生后,也会促进细菌的大量增殖。后一种情况可能主要是为细菌的进一步增殖提供物质和能量的源泉。另一方面,研究表明某些藻类(如褐胞藻 *Phaeocystis* sp.)能分泌一种抗生素(丙烯酸)来抑制细菌的生长。

以上例子说明,某些浮游生物分泌的代谢产物对其他浮游生物的生长、繁殖有抑制作用或促进作用,而这些种间生化关系在群落的种类交替或数量变动中起着一定的作用。

(三) 贝类幼体附着和变态的化学诱导

很多底栖贝类在其浮游幼体附着和变态时受到幼体对化学信号的严格控制,即幼体能识别环境中某种或某些物质并被其诱导而发生附着和变态,而当环境中诱导物质缺乏或找不到合适基底时,幼体继续浮游一段时间,最后死亡。兹举以下例子加以说明。

1. 诗博加蓑海牛 (*Phestilla sibogae*) 幼体的附着和变态

诗博加蓑海牛幼体附着变态的专性诱导物是珊瑚 (*Porites compressa*) 体内所含的天然诱导物质。这种天然诱导物质是一种相对分子质量小 (小于 500)、有极性和水溶性的分子, 诱导分子在 10^{-5} mol/L 或更低的浓度下作用 18~20 h 就能诱导幼体变态。值得提出的是, 这种珊瑚是诗博加蓑海牛成体的食物。还有实验表明, 海水介质中 K^{+} 减少或缺乏, 幼体就不对珊瑚产物发生变态反应。

2. 红鲍 (*Haliotis rufesens*) 幼体的附着和变态

红鲍是产于美国加利福尼亚州沿岸的重要经济贝类。现场调查发现, 覆盖在岩石上的珊瑚红藻 (*Lithothamnium*、*Lithophyllium* 和 *Hildenbrandia* 这几个属) 的种类藻体表面上的幼鲍数量高出周围一个数量级, 后来证实, 珊瑚红藻中藻红素的残基成分 γ -氨基丁酸 (GABA) 就是红鲍幼体附着和变态的天然诱导物质, 其有效浓度在 $10^{-7} \sim 10^{-5}$ mol/L 之间, 半数最大效应 (50% 附着) 浓度为 10^{-6} mol/L。

此外, 蓝藻的 *Synechococu* spp.、*Synechocystis* spp.、螺旋藻 (*Spirulina platensis*) 和一种叶状红藻也含有能诱导红鲍幼体附着和变态的物质。

3. 牡蛎幼体的附着和变态

应用太平洋牡蛎 (*Crassostrea gigas*) 和东方牡蛎 (*C. virginica*) 的实验表明, 与牡蛎稚贝相结合的细菌薄膜促进了幼体的附着和变态, 并且从这些细菌培养物中分离得到的 L-多巴 (L-DOPA) 或它的氧化产物也有诱导作用。

4. 其他贝类幼体附着和变态的化学诱导

据初步统计, 迄今已有约 20 种的海产贝类幼体的附着和变态诱导被研究过, 除了上述几个种类外, 尚有马蹄螺 (*Trochus nilotious*)、方斑石鳖 (*Tonice-la*)、髯毛石鳖 (*Mopalia*) 的幼体可被 GABA 诱导完全变态; 紫贻贝 (*Mytilus edulis*) 的幼体可被 $10^{-6} \sim 10^{-5}$ mol/L 的 L-DOPA 和扁丝藻 (*Platythamnion villosum*) 及其抽提物诱导完全变态; 大扇贝 (*Pectenmaximus*) 的幼体可被 jacaranono (从藻类中提取的一种化合物) 诱导完全变态, 等等。

(四) 生物之间生化相互关系的研究意义

研究生物之间的生化相互作用 (非摄食性关系) 有重要的理论意义和广阔

的应用前景。次生代谢产物在不同种之间的复杂的相互关系中所起介体作用的研究,有助于阐明群落物种间的相互适应的机制,揭示它们如何影响参与者的自然状态模式(包括种类组成变化和数量变动)。同时,对生物之间生化相互作用的研究也有助于探讨生物共同进化的理论问题。

在生产实践上,生物之间生化相互作用的研究有重要的应用意义。例如,在海产经济贝类人工育苗中,常在幼体附着和变态阶段发生大量死亡,研究贝类幼体附着和变态的种间化学诱导作用,施加一定量的天然诱导物质,促使具变态能力的幼体及时附着和变态,可有效地提高育苗成活率。目前,已根据天然诱导物质的特性进行人工化学诱导物质的作用及机理研究,使之更具实用意义。

本章提要

1. 按照食性特化的程度,动物可分为狭食性和广食性动物。狭食性通常是在所取食的一种或几种食物丰富而稳定的条件下形成的,狭食性动物的生活范围较小。广食性通常是在取食食物种类较多但数量不稳定的条件下形成的,广食性动物的生活范围较大。因此,动物食性的特化程度是对其生活环境条件的适应,并且各有其优越性和局限性。其次,食性特化也是对种间竞争关系的一种适应,食物种类越相似,竞争越剧烈。动物通过食性的分化以降低竞争的紧张度。海洋动物的食性分化程度比陆地的较不明显,因此海洋动物之间的食物关系较为复杂。

2. 捕食者对被食者不仅有降低被食者种群数量的简单作用,同时也有调节被食者种群数量(避免后者过度增殖而产生剧烈波动)和提高被食者种群素质的作用(体弱或有病的被食者易被捕食掉)。被食者对捕食者的种群数量也起重要作用(食物丰歉问题)。因此,捕食者和被食者之间是相互依存的,并且是在长期共同进化过程中形成的。

3. 食物关系是最重要的种间关系,通过食物联系生态系统中的各种生物得以有规律地依次利用从自然界得到的能量和物质,是构成生态系统功能的基础。食物联系也关系到种群和群落的结构与动态,捕食者和被食者的辩证关系是维持生态系统稳定性的重要机制之一。

4. 高斯假说表明,亲缘关系接近的、具有相同习性或生活方式的物种不可能长期在同一地区生活,即完全的竞争者不能长期共存,因为它们的生态位没有区别。但是,如果由于环境因素的强烈作用,竞争种群被抑制在一个低密

度水平上,或者因环境不断地发生变动,竞争的结果不能达到一定的平衡,就不会出现竞争排斥作用。

5. 生态位是一个既抽象又内容丰富的生态学专有名词,生态位概念基本点是描述一种生物在生境中占据的空间部分、取食的对象、活动的时间以及它在群落中的功能与作用。生态位的研究与很多重要的生态学理论(如种间竞争、群落结构和功能等)有直接关系。

6. 生态位 n 维超体积模型的优点是可以对生态位进行定量研究,但实际上人们不可能掌握和测定所有的生态位维数。实践中常将生态位的维数减少到栖息地点、食物对象和活动时间的三维空间。

7. 在没有种间竞争的情况下,生物群落中某一物种所栖息的理论上最大空间就是基础生态位,它是一个理想的、假设的概念。在存在种间竞争的情况下,某一生物实际所占有的生态空间就是实际生态位。种间竞争的结果导致其中有的物种的生态空间缩小或通过产生生态位的分化而降低竞争的紧张度,使不同生物可以共存。

8. 在一个稳定群落中,各组成物种没有明显的生态位重叠,各种生物各就各位,对群落的空间、时间、资源的利用以及物种间的相互作用都趋向于互相补充而不是直接竞争。因此,稳定的群落是一个生态位分化的种群系统,而且由多个种群组成的群落比少数种群更能有效地利用环境资源,并可能增强系统的稳定性。

9. 共生关系包括两种生物之间的一系列组合形式,根据其组合关系的密切程度,共生关系包括共栖、互利、寄生、偏害等等形式。共生关系是生物长期相互适应的结果,其适应方向是从简单的共栖或寄生向互利共生发展,成熟的生态系统中各种生物之间的共生关系比初期阶段更为普遍和密切。海洋中的共生现象比陆地的更为普遍,包括藻类与藻类、藻类与动物的互利共生以及动物之间的共栖、互利、寄生等各种类型。

10. 概念与术语:捕食现象(predation),植食性动物(herbivore),肉食性动物(carnivore),食碎屑动物(detritivore),腐食性动物(saprovore),滤食性动物(filter feeder),捕食性(或掠食性)动物(predator),啮食性(或啃食性)动物(grazer),食沉积物动物(deposit feeder),种间竞争(interspecific competition),高斯假说(Gause's hypothesis),竞争排斥原理(principle of competitive exclusion),生态位(niche),空间生态位(space niche),营养生态位(trophic niche),超体积生态位(hypervolume niche),基础生态位(fundamental niche),实际生态位(realized niche),生态位分化(niche differentiation),共生现象(symbiosis),共栖(commensalism),互利(mutualism),寄生(parasitism),偏害(amenalism),原

始合作(protocoperation)。

思 考 题

1. 为什么说食性特化是对环境食物条件和种间竞争的一种适应方式?
2. 如何理解捕食者-被食者之间的辩证关系?
3. 什么是高斯假说? 如何理解高斯假说的两个例外?
4. 举例说明生态位概念?
5. 如何理解基础生态位和实际生态位? 它们与种间竞争有什么关系?
6. 生态位分化有哪些主要类型? 为什么说不同种类的生态位分化能更充分利用环境资源?
7. 海洋生物之间的共生现象有哪些主要类型? 共生有什么生态学意义?
8. 通过本章学习,总结一下你对生态系统中各种生物之间的相互关系及其生态作用有哪些新的认识?

第六章 生物群落的组成、结构和生态演替

学习目的:学习本章的目的在于掌握生物群落的基本概念、群落物种多样性的地理分布规律和描述种类组成结构的方法,了解群落的空间结构和群落组成的季节动态,影响群落结构的环境和生物学因素,掌握生态演替的基本概念和演替过程中群落结构和功能的变化规律等群落生态学的基本原理。

第一节 生物群落的概念

一、生物群落的定义及特征

地球上各种不同的自然条件下生活着不同生物的组合,所谓生物群落(biotic community 或 biocoenosis)是由一些生活在一定地理区域或自然生境里的各种生物种群所组成的一个集合体。这个集合体中的生物在种间保持着各种形式的、紧密程度不同的相互联系,并且共同参与对环境的反应,组成一个具有相对独立的成分、结构和机能的“生物社会”,这个生物组合就称为生物群落。生物群落由植物群落、动物群落和微生物群落组成。群落与环境之间互相依存、互相制约、共同发展,形成一个自然整体。由生物群落和它们的环境构成的整体就是生态系统,或者说整个生态系统中有生命的那一部分就是生物群落*。

地球上的各种动植物种群是一个统一的整体,然而,它包含着许多不同等级的群落。因此,生物群落这个概念可以用来指明各种不同大小及自然特征的生物集合,例如从一个挂板上的附着生物群落到整个大洋生物群落。

根据生物群落的定义,群落包括某一特定环境中所有的生物种群。但是,在实践中更常见的情况是把群落这个概念用于某一类生物的集合体,例如,人们多分别从植物群落、动物群落、微生物群落这三个角度来研究,并形成相对

* 研究海洋生态系统时,其空间范围常超出一个群落的生境,包括一个相对独立的水体,如潮间带、内湾、河口、边缘海,等等。

独立的发展方向。海洋生态系统中的群落研究往往是以三大生态类群为单位独立进行,例如潮间带底栖生物群落,河口区浮游生物群落,等等。这时,研究范围之外的各种生物就作为其环境中的生物因子来分析。

在自然条件下,有的群落之间环境梯度变化较陡或环境梯度突然中断,群落的边界就较为明显(如池塘、湖泊、岛屿)。更多的情况是群落之间的环境梯度连续缓慢地变化,群落的边界就不明显(如陆地森林群落和草原群落之间,海洋潮间带与陆地、潮间带与浅海之间的边界)。虽然群落间常常不存在明显的界线(其中的生物组成也不是固定不变的),但经过分析,仍然可以把它划分开来。所以也可将群落定义为:“群落就是出现在一个特定环境中的一群生物,它们彼此之间及其与环境之间相互作用,借助生态学调查能够与其他类群相区别”。

正如种群不是由个体简单堆积起来一样,种群有种群水平的属性,群落也有一系列属性。这些属性不是由组成群落的各物种所能包括的,而是只有在群落水平上才具有的,例如群落中的物种多样性(species diversity);控制群落特性的优势种(dominant species);群落中不同物种的相对丰盛度(relative abundance);群落的营养结构(trophic structure)、空间结构(space structure)和群落的演替(community succession),等等。

群落在外界条件保持相对稳定的情况下,以相对稳定的组成出现。现今地球上所存在的各种自然群落是亿万年来地球历史发展的产物,是通过长期的自然选择考验的最合理、最有效的组合(主要指成分、结构、相互关系和对能量的利用而言)。共同进化的结果使各物种间产生很多相互适应的特征(动物与植物、捕食者与被捕食者、寄生物与寄主、竞争者、同居者等)。群落中这种相互适应特征的存在,使其中所含物种的数量相互调节得到保证,并且组成也因此而达到相对的稳定性。

但是这种相互适应是相对的,因此,群落种类组成也只有相对稳定性。由于不同原因,包括由无机界的变化而引起的(地质形态的、气候的变化),或者是种间关系中那些慢慢积累的矛盾的结果,可导致群落种类组成的生态演替。人为因素的过分干扰也可能引起生物群落中各物种关系的严重破坏,有的物种大量繁殖或与之相反的数量大大减少,结果可能发生群落结构和组成的巨大而长期的乃至不可逆的变化。

海洋的群落生态研究在底栖生物方面进行较多,特别是海岸带和浅海底栖生物方面,浮游生物和游泳生物由于种类组成较不稳定,群落生态研究得较少。近十多年来,随着开展渔业生态系统的研究,对鱼类群落(称为群聚)以及浮游生物群落的结构与动态已进行了很多调查研究工作,并取得较大的进展。

二、群落的划分

(一) 群落的划分与命名

1. 根据群落的生境类型划分群落

如上所述,一个生物群落占有一定的空间,其中有这一群落所要求(或适应)的生活环境或生存条件,或者说,在一定的环境条件下只能有适应于这种条件的某些生物群集居。因此,在通常情况下,是按照不同环境类型来划分生物群落。例如,“潮间带生物群落”、“浅海生物群落”、“沿岸上升流区生物群落”、“大洋生物群落”、“深海热泉生物群落”,等等。它们各自可再分成一些较小的群落。例如,潮间带生物群落又可分为岩岸、沙滩和泥滩生物群落等。

不同类型的生物群落分析方法也不一样。在研究水层中生活的生物群落时,主要考虑各个水团的特性、分布、隔离和混合情况、生物繁殖习性和季节性周期、优势种和指标种等方面。例如,南黄海和东海位于我国东部的陆架上,这个区域受江河径流、大陆沿岸流、黄海冷水团和黑潮水的影响。陈清潮等(1980)依据温、盐等环境要素和浮游生物种类的性质,将这海区浮游生物划分为三个群落:

① 南黄海中部群落:这个群落分布区域大体与黄海冷水团分布的范围相符合,是以低温高盐为其主要特征。群落中浮游植物的代表种有笔尖根管藻、薄壁半管藻、双凹梯形藻等;浮游动物有中华哲水蚤、太平洋磷虾、细脚拟长蚋、贝克环纽鳃樽等。

② 沿岸群落:这个群落分布在沿岸 30 n mile 以内的范围,是以广温低盐为其主要特征的河口及沿岸群落。浮游植物有缘刺双尾藻、中华盒形藻、锤状中鼓藻等;浮游动物有真刺唇角水蚤、百陶箭虫、海龙箭虫和双生管水母等。

③ 东海外海群落:这个群落分布在东海外海、台湾暖流和黑潮暖流流经的区域,具有显著的高温高盐的特征。浮游植物的代表种有金色角毛藻、偏转角藻、长海毛藻,还有大量的束毛藻等;浮游动物有伊格抱球虫、三孔根网虫等。

在上述三个群落之间的东海中部,有一个混合群落,这是三个群落向这个区域渗入所形成的,是各种水团交汇的结果,但它并不构成独立的浮游生物群落。

底栖生物群落与海底沉积和底质性质关系最为密切。在潮间带生物群落组成分析中,比较多的注意底质环境因素、生物的分层分布结构、优势种和特

有种。以胶州湾底栖动物区系的分布为例,它完全符合与地形、海底沉积及淤泥程度相应的规律,可以分为五个显著的生物群落(表 6.1)。

表 6.1 胶州湾底栖生物不同群落的比较

群落	主要特征种	底质和流	水 深
I	海胆、双壳类和多毛类环节动物	砂 泥	0~25 m, 在 3~10 m 处特别繁盛
II	角贝、锚海参和多毛类环节动物	细软泥和混有砂的非常黏的泥	2~32 m, 在 4~10 m 处最为繁盛
III	文昌鱼、海燕和酸酱贝	被海流冲洗的大砂粒和贝壳	13~25 m
IV	海羊齿、酸酱贝、海燕和石珊瑚的群体	混有砂、砾和贝壳的石底, 具有强的底部海流	20~30 m
V	附着生物特别旺盛, 如海绵、水螅虫、盘管虫、旋鳃虫和苔藓虫等	岩礁, 具有特别强的底部海流	3~16 m

2. 根据群落的优势种划分群落

由于群落是由不同种类的个体组成的, 不同种类的个体数量比例和重要程度差别很大, 因此, 群落也可以按照其组成中的优势种(dominant species)来划分与命名。那么什么是优势种呢? 诚然, 各个种类在群落中所起的作用并不一样, 只有少数种或种的集群, 由于它们的数目、大小或活动性起着控制群落特性的作用, 它们就是生态学上的优势种。

以优势种来划分群落, 对一些种类较少、优势种突出的群落是比较简单明了的, 用这种方式来对群落进行分类命名, 在浅海(特别是北方)的大型底栖生物群落调查工作中做出了一些成绩。

Petersen 早在 20 世纪初就开始研究丹麦浅海底栖动物群落的种类组成和分布及其与沉积物的关系。Petersen 按特征种划分群落, 就是把数量(或生物量)占优势且非季节性的(稳定的)种类看成为一特定群落的代表种, 把丹麦浅水区划分为 7 个主要群落, 其特征种分别是:

- ① 双壳类的波罗的海樱蛤 *Macoma balthica*;
- ② 穴居的棘皮动物拟壶海胆 *Brissopsis*;
- ③ 穴居的棘皮动物心形海胆 *Echinocardium*;
- ④ 双壳类 *Asarte*, 团结蛤 *Arba* 和钙质白樱蛤 *Macoma calcarea*;
- ⑤ 双壳类的廉蛤 *Venus*;
- ⑥ 双壳类的钙质白樱蛤 *Macoma calcarea*;
- ⑦ 端足类 *Haploops*。

(二) 种类组成相似性分析

如上所述,群落之间常常不存在明显的界限,即种的分布是连续的,因此,有的生态学家认为群落是连续的而不是自然界的一个独立的基本组织单元。多数生态学家认为,每一群落或其样方尽管可能与邻近的很相似,但是随着距离的加大,其区别就变得更大,因此,群落的相似性并不排斥相隔较远的群落间明显的不相似性。

相似性系数是测量群落间或样方间种类组成上的相似程度的一种指标。群落相似系数 S 可表示为

$$S = \frac{2c}{a+b} \times 100 \quad (6.1)$$

式中, a 和 b 分别为两处样品中的总种数; c 为两处样品中共有的种数。 S 值越大,表示两处群落越相似, S 值接近 100% 时,表示两处样品属于同一群落。相反的, S 值越小则表示两处样品不相似程度越高,当 $S = 0$ 时,两个群落的种类组成完全不同。

应用相似性系数通过计算机进行聚类分析和树系图就可以对群落进行分类。因此,相似性系数是进行数量分类所必需的基础资料。例如,研究厦门港底栖动物群落分类时,把所有测站的数据经计算机聚类分析并参考环境条件(盐度、有机物量、径流量、底质类型等)及种类多样性,可将厦门港底栖动物群落分为外海性、混杂性和河口性三种类型。它们的沉积物环境、种类组成及优势种都有差异(吴启泉 1985)。

三、平行群落与生态等值

在 Petersen 研究丹麦浅海底栖生物群落之后,一些研究者开始调查其他浅海区底栖生物群落。其中最突出的是 Thorson(1955)的工作。他发现在世界其他浅海区,特别是北温带浅海区的相似生境中也存在与 Petersen 所描述的群落相似的一些群落,从而提出“平行的底部生物群落”(parallel bottom communities)这个概念。即生态上和分类上很相似的种常在不同海区的同一类型的底质中出现。这些平行的生物群落常由同一属的种类占据优势地位,它们具有相似的生态位。例如,在有沙质-淤泥混合底部的浅水区中,不管是波罗的海还是在北美的西部沿海,底栖生物种群经常都以白樱蛤属(*Macoma*)的蛤类为特征。同样,浅水沙质底部的优势种类是帘蛤属(*Venus*)的蛤

类,而较深的淤泥底部是阳遂足属(*Amphiura*)的蛇尾类。这种现象称为生态等值(ecological equivalents)现象,即在不同的地理区域,占据相同的或相似的生态位生物,通称为生态等值。例如,以 *Macoma* 为特征种在北温带三个不同地区的平行群落是:

① 西北欧的 *Macoma balthica* 群落,包括 *M. balthica*、*Cardium edule* 和 *Mya arenaria*;

② 东北太平洋 *Macoma nasuta* 群落,包括 *M. nasuta*、*Cardium corbis* 和 *Mya arenaria*;

③ 日本的 *Macoma incongrua* 群落,包括 *M. incongrua*、*Cardium hungerfordi* 和 *Dentalium octangulatum*。

但是,许多暖水的底栖动物区系研究结果表明,“平行群落”这个概念很难沿用至暖水或热带水域。因为它们出现的种比冷水多,不易得到类似于冷水区那种优势种格式。

第二节 群落的结构

群落的结构包括种类组成和物种多样性、群落的空间结构和营养结构(群落的营养结构见第九章),它是群落中各种群在相互作用、协同进化中形成的,并且是对环境适应性的表现。

一、群落物种多样性

(一) 群落的种类组成

每个群落都栖息着一定的生物种类,在群落结构分析中,人们首先注意群落由哪些生物组成,物种的数目即种的丰富度(species richness)。

构成群落的各个物种对群落的贡献是有差别的,通常用优势种、常见种和稀有种(偶见种)来描述这种差别。

1. 优势种(dominant species)

优势种是具有控制群落和反映群落特征的种类,因此优势种是数量或生物量所占比例最多的种。如果将优势种去除,群落将失去原来的特征,同时将导致群落性质和环境的变化,可见优势种对维持群落(和生态系统)的稳定有重要作用。北方海域群落优势种较为集中,而南方群落优势种可能由几种组

成,优势度也较不明显。

优势种的优势度有多种方法表示,式(6.2)是测定优势度(Y)的一种方法:

$$Y = \frac{n_i}{N} \cdot f_i \quad (6.2)$$

式中, n_i 为第 i 种的个体数; f_i 为该种在各站位出现的频率; N 为每个种出现的总个体数。

徐兆礼等(1989)在研究东黄海浮游动物优势种时,为了把优势种数目控制在一定范围内,规定当 $Y > 0.02$ 时该种为优势种。结果表明秋季北部鲐鱼索饵渔场的浮游动物优势种有4种,南部渔场有8种。但是,北部渔场优势种的优势度较明显。例如,同样是中华哲水蚤(*Calanus sinicus*)和肥胖箭虫(*Sagitta enflata*),在北部渔场优势度分别是:0.1857和0.1583,南部渔场分别是0.1127和0.1450。

2. 常见种(common species)

常见种是在生态调查中出现频率也较高的种类,但其数量不一定有优势。

3. 稀有种(rare species)

稀有种(或偶见种)在群落中出现的频率很低,也可能由于某种原因偶尔侵入所调查的群落中。

(二) 群落的物种多样性

在不同的群落中,构成群落的生物种类数目可能有很大的差异,也就是说,不同群落的物种丰富度有差别。一般认为,群落中种的数目越多,就是物种多样性(species diversity)程度越高。生态学上在考虑群落物种组成多样性(物种总数)时,同时也分析各物种的个体相对比例,即均匀性(evenness)。两个群落有可能出现物种数和个体总数相似,但各个种的个体相对数量则可能完全不同,这也反映了不同群落的物种多样性差异。总的规律是,热带海区生物群落的种类组成比北方群落复杂得多,但同一个种的个体数量往往不会很大;而在北方,生物群落的种类组成较简单,但同一个种的个体数量可能很大。例如,在生物相复杂的热带珊瑚礁有数百种鱼类栖息,但要大量捕获同一种鱼就困难了。而在高纬度海区则与此相反,常是少数种保持很大的数量,容易被大量捕获。浮游生物的情况也是类似的(图6.1)。另外,从种类组成和各种

类的数量比例两方面加以分析,则深海底栖生物的多样性也比浅海的高。例如,在北大西洋深海海底采样结果表明,在 21 m^2 的范围内竟有数百种生物,其中有不少新种(Grassle et al. 1990)。

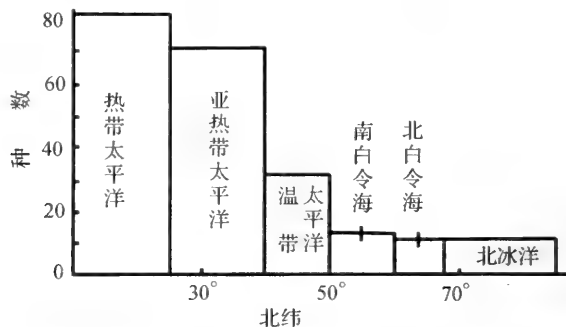


图 6.1 从热带到极区太平洋 50 m 深度水中桡足类种类多样性的递减度
(引自 Krebs 1978)

(三) 群落物种多样性差别原因的讨论

群落物种多样性是群落组织独特的生物学特征,但是,迄今为止,试图解释这些现象的原因仍是困难的。如上所述,与北方海域生物群落比较,热带海域生物群落有较高的多样性,一种可能的解释是同易于受冰川期影响的极地和北方区相比,自然选择对热带的作用时间比较长(更长的进化时间),物种就比较丰富。而近极区和温带地区从冰川覆盖解脱出来的时间较短,生物群落发展的时间较热带的晚,多样性程度较低,此即进化时间理论(evolutionary time theory)。另一种理论认为,热带水体温度高而稳定,广温种和狭温种都可以在这里发展,由于竞争较剧烈,进化(分化)得较快,因而每单位面积有更多的种。而温带种由于多次冰川灾难,只有那些能迁移并在新群落中有竞争力的温带种才能存活、定居下来。

对深海的多样性比浅海高得多这个现象的一种解释是 Sanders(1968)提出的所谓“稳定时间假说”(the stability-time hypothesis),即因为浅海环境波动剧烈,很多种类不能忍受这种波动。同时,捕食和竞争虽也很剧烈,但由于环境不断波动,没有出现小生境的特化,结果,种的数目较少。相反的,深海环境长期保持稳定,使得生物有足够的时间来适应其特殊的小生境和资源。加上食物数量稀少,动物密度低,很难有一个种可通过竞争发展到能够排斥其他种的程度,结果导致深海高的物种多样性。此外,有些学者认为,由于深海食物

匮乏,捕食性动物(鱼类、甲壳类)都是不加区别地捕食被食者,于是这些收获者(croppers)防止了被食者之间可能产生的竞争排斥作用。还有人认为深海多样性与深海种类的生长率低有关,有的种类虽然个体小,但寿命长,到达性成熟所经历的时间也长,从而减少竞争排斥。由此可见,对如何解释群落中物种多样性差别的原因尚无一致的看法(有的观点是相互对立的)。不过,从上面的讨论,可以看出诸如环境的稳定程度、群落发展的时间长短、种间竞争和捕食压力(必定还有其他因素,如空间异质性等)都与群落的物种多样性有关。对于这个问题,我们将在后面有关影响群落结构的因素内容中继续讨论。

(四) 物种多样性指数(diversity index)

群落中物种的多样性概念可以数量化,多样性指数是种类和数量分布的一个函数。生物群落多样性有多种表示方法,例如,群落的多样性可以用多样性曲线(即将样品的种数与个体数之间的关系在二维坐标上画成曲线)表示,还可以用简单的多样性指数表示,例如 Margalef 提出一个测量生物群落种类多样性方程式:

$$d = \frac{S-1}{\ln N} \quad (6.3)$$

式中, S 为总的种类数; N 为总的个体数,它的最大缺点是仅仅考虑到样品中的 S 和 N 二个参数,因此不能反映生物群落中各个生物种的不同丰度关系。若有两个样品,只要它们的 S 和 N 数相同,则 d 值也就相等,因而容易掩盖不同生物群落中种类和个体相异的性质,而且 d 值受样品大小的影响较大,故这个指数只是表示“种的丰度”而已。

比较理想的多样性指数应该是除考虑 S 和 N 外,还应考虑样品中各个种的数量比例,才能更真实地反映群落的结构。例如:

1. 辛普森多样性指数(Simpson's index of diversity)

辛普森从概率论的概念出发提出一个多样性指数的式子:

辛普森多样性指数(Simpson's index of diversity) = 随机取样的两有机体为不同种的概率 = $1 -$ 取样的两有机体为同种的概率。

如果某种 i 的个体在群落中的比例用 P_i 代表($P_i = n_i/N$),那么,随机取同样两个个体,其联合的概率为 $P_i \cdot P_i$ 或 P_i^2 。如把群落中的 i 种全部的概率总合起来,就得到辛普森的多样性指数(D):

$$D = 1 - \sum_{i=1}^S (P_i)^2 \quad (6.4)$$

2. 香农-威弗多样性指数(Shannon-Weaver index)

香农-威弗根据信息论原理提出一个多样性指数公式:

$$H' = - \sum_{i=1}^S P_i \log_2 P_i \quad (6.5)$$

式中, H' 为多样性指数; P_i 是第 i 种的个数与该样方总个数之比值; S 为样方种数。

假设有两个种各为 99 及 1 个体, 则:

$$\begin{aligned} H' &= - [(P_1 \log_2 P_1) + (P_2 \log_2 P_2)] \\ &= - [(0.99 \log_2 0.99) + (0.01 \log_2 0.01)] \\ &= 0.081 \end{aligned}$$

如果两个种各为 50 个体:

$$H' = - [(0.50 \log_2 0.50) + (0.50 \log_2 0.50)] = 1.00$$

也就是说第二例的样品比第一例的更为多样化。

香农-威弗多样性指数的应用, 在浮游生物、鱼类和底栖动物方面都曾见过。在浮游生物方面, 由于其个体较小而均匀, 都以个体数来计算, 误差不大。可是在鱼类或底栖动物中应用时, 因每个种的个体相差可能很大, 以个体数来计算常感到不大恰当, 这时可以用生物量来代替个体数, 或同时用个体数和质量分别计算加以比较。如以质量(生物量) w 计算则公式:

$$H' = - \sum_{i=1}^S (w_i / w) \log_2 (w_i / w) \quad (6.6)$$

Pielou 提出一个计算均匀度(J')的公式:

$$J' = \frac{H'}{\log_2 S} \quad (\text{即均匀度等于实际多样性与理论上最大的多样性的比值}) \quad (6.7)$$

均匀度的大小衡量了群落中各个种个体数的差异程度, 各个种个体数完全相同的集合, 其均匀度 $J' = 1$ 。

值得强调的是: ①仅从多样性指数和均匀性分析只能说明组成群落的种类与各个种的个体数比例这一群落结构特征, 并不能说明群落的性质。因为, 即使 H' 和 J' 均相同的两个不同群落, 但其中的种类组成, 特别是优势种如果不同, 则两个群落还是异质的, 因为主要是优势种决定群落的性质。②这里所指的多样性指数不是针对群落的全部有机体而言, 而是用于研究某一类型或类群有机体(如珊瑚礁浮游植物多样性, 河口湿地鸟类多样性等)。同时, 它仅是一个分析群落种类结构的工具, 主要用于生态学比较(包括自然或人类干扰

下群落种类结构的变化),它与保护生物多样性的概念有一定区别。

(五) 群落的物种多样性和群落的稳定性

一般认为,群落的物种多样性或复杂性(complexity)与群落的稳定性(stability)有关。一个群落的种类越多,其中各种生物的关系越错综复杂,群落就越稳定。MacArthur(1955)首先提出群落的物种多样性与群落的稳定性之间的关系,认为自然群落的稳定性取决于物种的多少以及物种间相互作用的大小,而物种的多少对稳定性的作用是最基本的。英国的生态学家 Elton(1966)提出所谓“梁概念”(girder concept)。他把群落的食物网比做用梁木构成的建筑物,如果一个或几个梁木从复杂的结构(食物网)移走的话,其结构几乎不受影响,即群落内某个种群因突发原因而衰退或消失,将由其他相似的种类来填补。由于这种缓冲作用,就群落整体而言就不会产生剧烈的效应。但同样的事情发生在一个简单的食物网的话,则结构就可能崩溃。因此,简单的系统是不稳定的。

但是也有人持怀疑态度,认为多样性或复杂性与稳定性之间没有这么简单的关系,寒带的生物群落比温带和热带的生物群落单纯得多,能不能因此得出结论说寒带群落更不稳定呢?事实证明并不然。北美陆架的一个广阔海区,海参(*Molpadia oolitica*)占优势,密度大约 6 个/ m^2 ,它吞食沉积物,因此消除了大多数底内种,习见的共同出现的种类是管栖多毛类和一种端足类(它用其握肢附着在多毛类的管子上),多毛类和端足类仅以海参产生的粪墩为食。因此,海参控制着自己的环境,并以稳定的种群密度年复一年地生活着,构成了自己的群落。显然,这种简单的群落是稳定的,因为不同环境条件下(如北方与南方)的自然群落都是经过长期自然选择适应下来的。

诚然,一个物种多样性水平高的群落,其系统的结构可能较为完善,但是不能因此而推论,认为这个系统必然比多样性低的系统有更强的抗干扰能力。例如,珊瑚礁生物群落的多样性很高,但却是当前地球面临威胁最严重的生态系统之一。由于沿海表土流失造成的淤塞和污染、采礁人的过度开采、捕鱼业和旅游业的发展,都给珊瑚礁带来严重危害。有人估计,如不采取措施,全球三分之二的珊瑚礁可能在几十年内消失。深海底栖生物群落由于环境长期保持稳定,种类多样性高,但整个群落的抗干扰能力未必比生境多变的沿岸群落更强。后者的种群数量或生物量虽然变化剧烈,但这些种类都是广生态幅的,当条件好转后易于恢复到原先状态。

应当指出,稳定性的概念包括很多内容,主要有两方面意义:①弹性(re-

silience)或称恢复力,指群落或生态系统受到干扰后恢复原来状态的能力;②抗性(resistance)或称抵抗力,指群落或生态系统受到干扰后产生变化的大小,即衡量受外界干扰而保持原来状态的能力。另外,群落的复杂性虽然是随群落内相互作用的种数增加而增加,但它也包括水平的(如竞争关系在同一营养级内的种类出现)和垂直的(不同营养级间的营养关系,如植物-食植动物、猎物-捕食者、寄主-寄生者等)相互关系。形成多样性-稳定性关系的不同学说主要原因在于多样性、复杂性和稳定性有许多不同定义和概念。随着多样性与稳定性研究的不断深入,群落和生态系统的稳定性理论将有新的发展。

二、群落的空间结构

大多数群落都有垂直分化或成层(vertical stratification)的现象,即不同的种类出现在地面上不同的高度,或在水层的不同深度。在海洋水层环境中,生物的垂直分布现象是普遍存在的。从大的范围看,藻类分布在阳光能够透过的海水上层,浮游动物不仅生活在植物能延伸到的地区,而且能在较深的水域里活动。软体动物、环节动物和蟹类则生活在水的底层。鱼类经常活动在特定的水域,可以分为表层鱼类、中上层鱼类和底层鱼类。这些垂直分布现象与水体的物理条件(光照、温度等等)和生物之间(食物、天敌)以及生物本身的适应性有关。从较小的范围来看,在近岸底栖生物方面,其分布通常明显地分为三个主要带,即潮上带、潮间带和潮下带。底栖藻类的分布也有这种垂直分层现象;而底栖动物则包括底上动物和底内动物。

海洋浮游植物也有不同种类适应不同深度和光照强度的垂直分布现象(即有适阳型与适阴型之分)。在贫营养海区,海洋原绿球藻属(*Prochlorococcus*)和聚球藻属(*Synechococcus*)常是能穿过 $1\ \mu\text{m}$ 滤孔的微型浮游植物的优势种。Olson 等(1990)在百慕大外海对这两个种群的丰度及分布作了跟踪调查,发现原绿球藻生长的深度总体上比较深。在表层水温较高的季节(7月),混合层较浅,原绿球藻在次表层数量最多。秋季(11月)随着混合层的加深,营养盐能输送到表层,原绿球藻可在表层形成水华(bloom),而且数量上大大超过聚球藻。到了冬季(12月),水温下降,在强烈的混合条件下,这两种生物具有相似的丰度。这种现象说明,原绿球藻(与聚球藻相比)利用弱光的效率较高(它们的色素组成不同),但是利用低营养条件的效率较低,因而在夏季主要生活在次表层(60~120 m)。聚球藻不论在夏季或冬季,在 20 m 层的丰度较高。

浮游动物群落也有垂直分布现象,不过昼夜垂直移动影响了它们的分布,

夜间它们在群落中的垂直分层就不明显。

群落成层现象的生态学意义在于通过分层利用资源,因此,成层结构越复杂,生物对环境的利用越充分。同时,通过垂直分布上的差异避免剧烈的种间竞争。

群落的水平分布也存在不均匀性,例如,浮游生物的斑状分布(patch distribution),特别是浮游动物和浮游植物的镶嵌分布,是人们越来越注意研究的问题,同时也引起各种不同的推测,如“动物排斥说(或外分泌假说)”、“摄食者和被摄食者数量消长关系”以及“浮游动物垂直移动、水流和摄食适应综合作用”。另外,我们还可以看到,在潮间带坡度很缓的泥、沙滩,生物分布常表现为与海岸线平行分布现象,这些水平分布特点也与基底性质的不均匀(空间异质性)以及生物的适应性有关。

总之,生物群落中物种的空间分布经常表现出垂直分布和水平分布的不均匀性。这些分布规律与理化因子和生物因子的分化以及生物群落各种生物对环境的适应性有关,它使生物能生存在合适的空间,最充分地利用环境资源。

三、群落结构的季节动态

很多海洋生物群落(特别是浮游生物)的种类组成(主要是优势种)表现出季节变化的特征,这种季节变化也叫季节演替(seasonal succession)。尽管不同海区群落的优势种季节变化类型有差异,但季节变化的现象是很普遍的(并且有一定的规律性),在温带海区特别明显,在热带海区甚至极区也存在这种现象。

Margalef(1967)根据西班牙沿岸、地中海和加勒比海浮游植物的季节演替现象进行总结(表 6.2)。

演替是从新的富营养水上升开始,初期阶段浮游植物生长活跃,光合作用速率高,叶绿素(吸收峰在 665 nm)与胡萝卜素(吸收峰在 430 nm)的比值高。细胞分裂速度快、细胞密度大,主要种类是硅藻类的 *Chaetoceros*、*Thalassiosira* 和 *Skeletonema* 以及小型鞭毛藻。

在演替的中期阶段,海水中的营养盐减少,藻类的种数增加,而大部分种类的数量下降 1~2 个数量级。因此,相对于早期,浮游植物的多样性有明显提高,细胞较大型,主要是具有链状和刺毛结构的角毛藻。

表 6.2 浮游植物演替三个阶段的特征(据 Margalef 1967)

	初期(营养盐丰富)	中期	后期(贫营养)
细胞光合作用色素量 / %	1~15	0.2~0.6	少
$D_{430}:D_{665}$	2.5~3.5	3~4	>4
分裂速度	1次/d	中等	1次/周
细胞密度/(个/L)	$10^6 \sim 10^7$	$2 \times 10^4 \sim 10^5$	$< 10^4$
种类丰度	低	低→高	高→低
浮游植物细胞大小	较小	中等	较大
表面积/体积/ $(\mu\text{m}^2/\mu\text{m}^3)$	~1	0.2~0.5	较小
运动性	差	中等	高
抗代谢物性能	差	中等	高
培 养	易	较难	难

在演替的后期,海水中的营养盐浓度很低(由于植物消耗以及颗粒下沉把营养物带到透光层下方)。同时,海水存在分层现象,妨碍营养盐从下层补充

到上层来。这一阶段能动的大型甲藻占优势,其生长速度较缓慢,不少种类几乎是缺少色素而行异养生活的。硅藻中的 *Rhizosolenia*、*Hemiaulus* 和 *Mastogloia* 数量较多,这些种类在演替中期已出现,能耐受较低营养盐条件。

在演替过程中,种类丰度表现出早期低、中期从低到高、后期又从高到低的特征(图 6.2),可能与种类的适应性和种间竞争有关。

这个演替例子中从演替初期至后期,浮游植物种类的细胞粒径是逐渐增大的。应当指出表中浮游植物主要是指 20~50 μm 范围的种类,而后来的研究表明,微型种类(2~20 μm)也是很重要的浮游植物,并可能是演替后期组成中的重要类别。据报道,在营养盐得到重新补充时(演替早期),微型浮游植物占叶绿素总量的 5%~20%,而到了水体分层的夏季(演替后期),

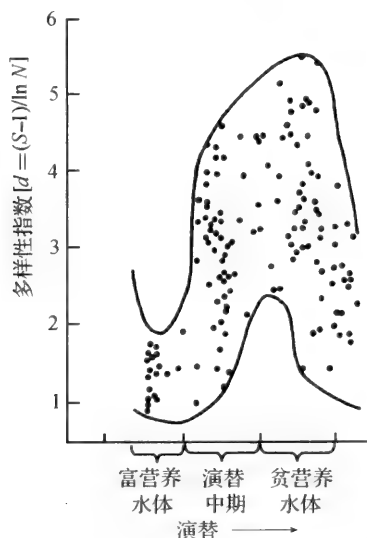


图 6.2 浮游植物演替过程中物种丰富度的变化(Margalef 1958, 转引自 Valiela 1984)

S: 种类数; N: 总个体数

微型种类占叶绿素总量的 99% (Hallagraeff 1981)。从浮游植物的地理分布上看,微型浮游植物是大洋区(贫营养水域)的重要种类,而较大的硅藻、甲藻则是大陆架、沿岸区(营养盐丰富水域)的重要种类(Malone 1980)。微微型聚球菌(*Synobacteria*)在沿岸水域浮游植物组成中的地位也不如在贫营养水域中的重要(Waterbury et al. 1980)。以上这些研究结果与上面浮游植物演替中的细胞大小的演替规律不一致。实际上浮游植物细胞大小组成还与下沉速率和食植性动物的选择性摄食等因素有关,因此演替过程中浮游植物细胞大小的变化规律及其机制还需进一步深入研究。

季节演替的原因是很复杂的,例如浮游植物种类组成季节变化的影响因素包括营养盐的供应、温度、水的运动、密度分布等因素的变化;同时也与不同种类的生态特征有关,包括对温度和盐度的忍受范围、对营养物的需要量和忍受范围,生长速率和竞争特征以及作为捕获物的适宜性等等。同时,这种季节演替过程在各海区的表现是不同的,各有其固有的规律,找出这种规律是生态学调查研究的一个重要内容。

推动生物群落季节演替的动因包括外部环境因素有规律的季节波动、不同种类的生态适应性以及种间关系,其特点是演替的基本过程是周期性重复的,这是与下一节将讨论的生态演替的根本差别。

四、群落交错区与边缘效应

不同生物群落之间往往有过渡地带称为群落交错区(ecotone)或称群落边缘带、生态过渡带。群落交错区的环境条件往往与其邻近群落内部核心区有明显差别。交错区可包含一些邻近群落的具有特征的种类和仅生活于交错区的生物,其能量流和物质流具有特殊性,所以交错区具有“过滤膜”和通道的作用,调控物质流、能量等生态流及生物在系统内的流动。交错区可能具有较多的生物种类和种群密度,称为边缘效应(edge effect),这种情况在发育良好的交错区较为明显。例如,海陆交界的潮间带,其环境(温度、盐度、海水淹没及干露等)变化大,使许多海洋和陆地生物难以生存。但是,通过长期进化历史形成适应这种环境波动的种类(如大米草、多毛类和许多贝类以及鸟类等)已经形成具有自身适应特点的群落,其中有些种类可达到很高的种群密度。不过,交错区的种类和密度增加并非普遍规律,有时候会出现相反情况。从系统的稳定性而言,新形成的交错区稳定性较差,而形成已久的交错区稳定性较高。

交错区的另一特点是环境改变速率、抵抗外界干扰能力、系统稳定性和对

生态变化的敏感性以及资源竞争等方面都具有脆弱性。当前特别要注意人类干扰(如围海造田、建坝筑堤或建设道路等)可能造成交错区生境片断化(增加许多边界、缩小交错区面积)和切断动物迁移路线从而对小生境的物种生存和组成造成巨大的影响。

关于群落交错区及边缘效应问题已被人们日益重视。1988年召开的第七届联合国“人与生物圈计划”的 SCOPE 大会上,呼吁生态学界开展各种类型的生态界面及形成机制研究。有的学者已提出边际生态学的概念,并认为它对群落(或生态系统)交错区的研究是人类进行早期预警和生态管理理论探索与实践的重要问题。

第三节 形成群落结构的一些影响因素

群落生态学已从描述群落发展到对群落形成机理的研究,而捕食、竞争、空间异质性和各种干扰对群落物种组成和多样性等群落结构特征的形成有重要作用(孙儒泳 1992)。

一、捕食作用对群落结构的影响

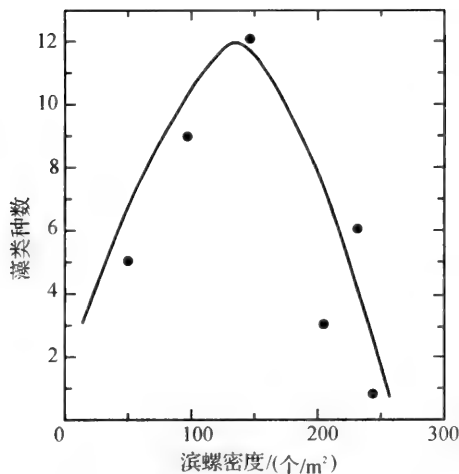


图 6.3 藻类种数与滨螺密度的关系
(引自 Ehrlich 1987)

捕食作用对群落物种多样性影响的最终结果取决于捕食者属广食性种类或狭食性种类。一般来说,广食性捕食者由于可能对那些有竞争力的被食者的摄食量很多,从而使竞争力弱的物种有更多的生存机会。也就是说,这种捕食作用能缓和种间竞争,促使多样性提高。相反的,如果捕食者对被食者是有选择性的,则它对群落结构的影响随被选择的食物对象属优势种或劣势种而异。若被选择的是优势种,捕食作用能提高群落的多样性;若捕食者喜食的是竞争力弱的劣势种,则随捕食压力的增加,群落多样性

就会迅速下降。潮间带滨螺(*Littorina littorea*)是吃多种藻类的捕食者,尤其喜食竞争力强的小型绿藻(浒苔属 *Enteromorpha*)。这样,捕食作用的效应就是增加共存藻类的种数。但是如果滨螺的捕食压力超过一定程度,可能把竞争力弱的藻类也吃掉,则藻类多样性又下降(图 6.3)。

二、关键种对群落结构的影响

群落中有的种类对决定其他大多数种类在群落中持续生存的能力具有关键性的作用,称为关键种(keystone species)。多数关键种也是通过捕食过程对群落组成产生作用,虽然它们的生物量不大,但是一旦将其去除,将造成群落多样性极大的丧失。Paine(1969)在一个海湾的岩石潮间带的试验观察表明:赭色豆海星(*Pisaster ochraceus*)取食石鳖、帽贝、贻贝、藤壶和龟足,在有海星存在的区域,有 30 个物种共存,因为它经常取食数量最多的物种(图 6.4)。而去除海星的试验区,则藤壶很快成为优势种。一年后藤壶又被贻贝和龟足所排挤,三年后群落中的物种从 30 个减到 8 个。因此,海星具有控制群落结构稳定性的能力。

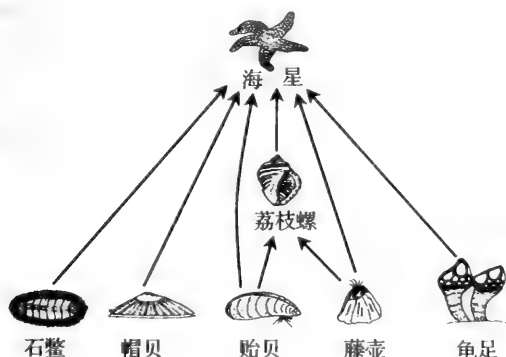


图 6.4 Paine 的岩石海岸群落(引自 Begon et al. 1986)

某些沿岸海区的海藻林生物群落生长着各种大型海洋褐藻,为大量的海洋鱼类、贝类和无脊椎动物提供食物和栖息场所(Estes et al. 1989)。其中海獭就是这种群落的关键种,因为海獭捕食几种海胆,从而控制了海胆的数量。如果海獭被大量捕杀,海胆就不受捕食作用的控制,它们大量吃海藻,承载着鱼类和其他海洋动物的海藻就会被海胆食尽,海藻林因此而衰退,导致整个群落受严重破坏,因此,海獭是维持海藻林群落结构的关键种。

群落的关键种不同于优势种。优势种的最大特点是生物量(或数量)占优

势的种类,而关键种的生物量(或数量)并不占优势,但对维持群落的组成和多样性具有决定性意义。例如,上述大型褐藻是海藻林的优势种,但却不是关键种。

三、竞争对群落结构的影响

种间竞争往往出现在生态位很接近的种类之间,即以同一方式利用相同资源的物种集团。如果竞争的资源主要是食物的,称为“食物-限制种团”(food-limited guild)。如果对生存基底的竞争是主要的(例如潮间带岩石基底上生长的藻类之间的竞争),称为“基底-限制种团”(substrate-limited guild)。种间竞争在群落结构的形成中也起重大作用,因为种间竞争可能通过生态位分化降低竞争紧张度而使更多的物种共存(见第五章第二节)。种间竞争对群落结构的影响虽然不易从自然群落中分析出来,但可通过对自然群落进行引种或去除实验,观察其他种类生态位的变化来加以证实。

在海洋浮游植物方面,光和营养盐是最重要的竞争资源。虽然对浮游植物种间竞争和生态位分化产生的竞争共存研究难度较大,但是它们的确也因对这两种资源的适应性差异而共存。Tilman 对高等植物的种间竞争的研究对了解海洋浮游植物的种间竞争也很有启发性。图 6.5 表明竞争两种资源(如光、营养盐)的两种植物(A 和 B)和五种植物(A、B、C、D 和 E)的共存区的范围。由此可以推测,多种植物在竞争少数共同需要的资源中是能够共存的(见第七章第二节)。

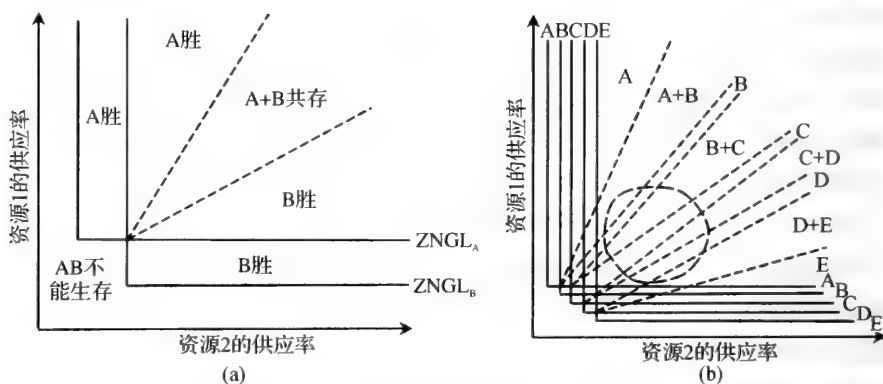


图 6.5 植物对资源的竞争模型(引自 Begon 1986)

(a) 两种植物竞争两种资源 Tilman 模型的各种格局; (b) 五种植物竞争两种资源 Tilman 模型的各种格局

四、空间异质性对群落结构的影响

任何一个生物群落的环境都不是均匀一致的,而是具有不同程度的空间异质性(spatial heterogeneity)。空间异质性的程度越高,意味着有更多的小生境,可以维持更多的种类生存,这种例子是很多的。例如,潮间带的底质有砂质、泥质和砾石及其不同比例混合的类型,分别栖息着不同的底栖生物,底质类型越多样化,群落就有越高的多样性。海洋中珊瑚礁生物群落的多种性程度最高,其原因之一也是珊瑚礁有各种小生境,包括风浪大小、水流急缓、不同的礁盘缝隙类型、各种躲避捕食的掩蔽所和不同的底质类型,从而为更多的物种共存提供条件。

关于海洋透光层中很多种浮游植物可以共存的原因,除了上一章提到的有关竞争排斥的例外情况外,还可能与空间异质性的微环境有关。透光层看起来似乎是匀质的,实际上可能具有不同光照条件和营养盐含量的微环境,因而使对光和营养盐要求及适应性不同的种类得以共存。

西印度群岛的一种硬放射珊瑚(*Montastrea annularis*)形成群落的研究也表明空间异质性对群落结构的影响。演替从单种珊瑚的群落开始,随着群体变大,形成圆顶状帽状物(直径为1 m)以后,由于其边缘生长快、逐渐变成了具帽沿状的边饰,边饰下受波浪侵袭而出现许多小室,其他生物入侵,就由单种的珊瑚群体发展为镶嵌状的珊瑚礁群落。当珊瑚礁体继续增大到直径几米时,由于上部负载过重和波浪的冲击,礁体部分或全部崩溃,其他更多种的珊瑚得以蔓生,形成了复杂的珊瑚礁。在此演替过程中,礁中的鱼类多样性也随着礁体复杂多样和有更多的异质性而增加。部分崩溃增加空间的异质性,提高鱼类的多样性,但完全崩溃使多样性有所降低(图6.6)。这个例子也说明中度干扰会增加群落的物种多样性。

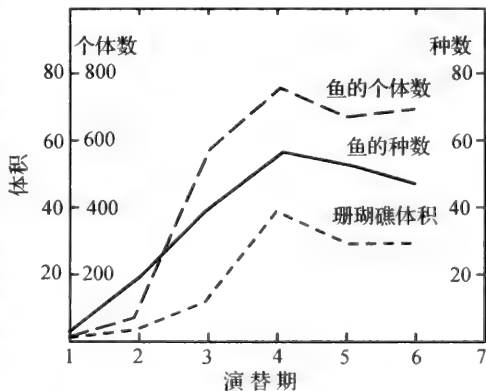


图 6.6 珊瑚礁演替过程中鱼类种数和个体数随礁体体积的变化(引自 Ehrlich 1987)

五、干扰对群落结构的影响

干扰(disturbance 或译为扰动)意为平静的中断或正常过程的打扰或妨碍,它是自然界的普遍现象。生物群落经受各种各样的干扰,包括自然界的干扰(如风浪、雷电、地震、冰块袭击等)、群落成员的干扰(如动物对底泥的挖掘、“翻耕”)或人类的干扰(如采捕、污染),从而使其组成结构在时间和空间上不断产生变化。很多研究表明,中等程度的干扰能增加群落的生物多样性。孙儒泳(1992)提出:“实际上,干扰可能是产生多样性的最有力手段之一,冰河期反复多次干扰,大陆的多次断开和岛屿的形成,现在看来都是对物种形成和增加生物多样性的重要动因。”珊瑚礁生物群落有上千种鱼类,每一个3 m左右的礁块可能有50种以上鱼类生活着。对于如此高的多样性,仅以食物资源分隔是难以解释得通的。实际上,在这样的群落中,由波浪等干扰因素所造成的空隙可能也是维持这种多样性的重要因素。据调查,由3种热带鱼(*Eupomacentrus apicalis*、*Plectroglyphidodon lacrymatus* 和 *Pomacentrus wardi*)个体所占的20个空隙里,在原有领主死亡后,取代的领主是随机的。由此可见,这种群落中高多样性的维持决定于许多相同生态位物种对空隙的“抽彩式竞争”(competitive tottery),也是说明珊瑚礁鱼类群落多样性的“随机补充假说”(stochastic recruitment hypothesis)。

干扰理论强调,中等程度的干扰频率才能维持高多样性,如果间隔期太长,竞争作用达到排斥别种的程度,多样性也不会很高。反之,如果干扰频繁,则先锋种不能发展到演替中期,从而保持较低的多样性。

Sausa 对底质为砾石的潮间带进行的研究也证明中度干扰才能增加种类多样性。潮间带经常受波浪干扰,较小的砾石比较容易受波浪冲击而移动,因此,砾石的大小可作为受干扰频率的指标。Sausa 通过刮掉砾石表面的生物,为海藻的再殖提供了基底。结果发现,较小的砾石只能支持群落演替早期出现的绿藻石莼(*Ulva*)和藤壶,平均每块砾石1.7种;大砾石很少因波浪干扰而移动,其优势藻类是演替后期出现的红藻类杉藻(*Gigartina canaliculata*),平均2.5种;中等大小的砾石支持最多的藻类,包括演替中期出现的红藻。证明藻类多样性的差异纯粹决定于抗波浪干扰造成的砾石移动的稳定性大小,即移动频繁的小砾石和很少移动的大砾石其藻类多样性都小于中等大小的砾石。

六、岛屿与群落结构

海岛物种种数与岛屿面积大小以及海岛与大陆的距离远近有关。

(一) 海岛的种数-面积关系

许多研究表明,海岛面积越大,生物种数越多。通常认为这是由于面积越大,生境复杂性程度越高,可以有更多的物种生活,这种规律称为岛屿效应。岛屿物种数与面积关系可用下式表示:

$$S = cA^z \text{ 或 } \lg S = \lg c + z(\lg A) \quad (6.8)$$

式中, S 为物种数; A 为面积; c 、 z 为常数(c 为单位面积种数, z 为种数-面积关系中回归的斜率)。

图 6.7 示 Galapagos 群岛上植物种数与岛面积的关系,其关系式为 $S = 28.6A^{0.32}$ 。

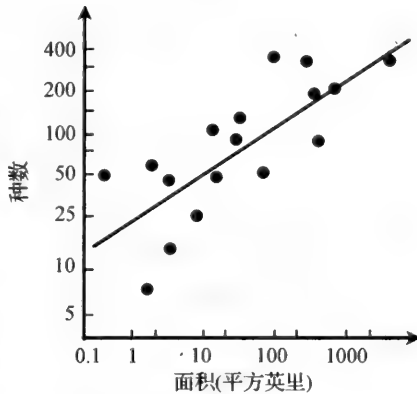


图 6.7 Galapagos 群岛上植物群落种数与岛面积的关系(引自 Krebs 1978)

(二) 岛屿与大陆距离与物种数的关系

由于岛屿距大陆较远,降低了物种迁入的强度,因而这种隔离作用使岛屿群落的物种多样性降低。岛屿离大陆越远,其物种丰富度降低的效应越明显。当然,距离远近影响的程度随生物类群而变化(例如,相同距离的岛,对陆地兽类来说比较“远”,而对鸟类来说则比较“近”。)

MacArthur 提出的平衡论(equilibrium theory)认为,岛屿的物种数目决定于迁入物种和灭亡物种的动态平衡,即不断有物种灭绝,由同种或别种的迁入而得到替代和补偿,图 6.8 中的交叉点即为预测的平衡种数。

Wilson 等把四个红树林小岛上所有的昆虫、蜘蛛、螨和其他陆生动物以溴甲烷杀死,留下红树林植被,观察试验岛陆生节肢动物物种数目的增长过程。发现开始时物种数上升很快,超过原有的物种数目,然后下降到岛屿

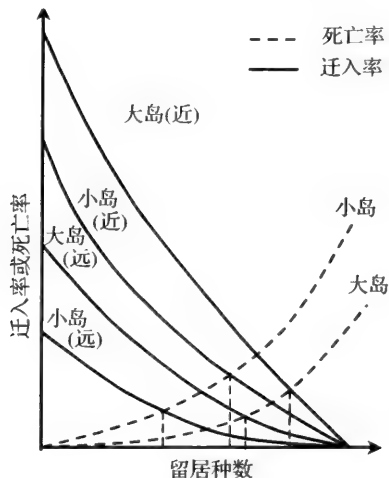


图 6.8 不同岛上物种迁入率和消失率(交点示平衡时的种数)(引自 Begon 1986)

上原有的种数,与预测的结果很符合。这个试验是 MacArthur 平衡理论的有力证据。

第四节 群落的生态演替

群落演替在生态学上有非常重要的意义,因为群落的组合动态是必然的,而其静止不变则是相对的。研究生物群落的演替不仅可以判明生态系统的动态机理,而且对人类的经济活动和受损生态系统的恢复和重建具有重要的指导意义。

一、生态演替及演替的类型

(一) 什么叫群落的生态演替

生态系统是生物群落与生境相互作用的统一体,这种相互作用的结果导致整个生态系统的定向变化。所谓群落的生态演替(ecological succession)可以用下面三个特征作为定义(Odum 1971):①它是群落发展的顺序过程:包括物种组成和群落过程随时间的改变,是有规律地向一定方向发展,因而是能预见的;②它是群落引起物理环境改变的结果,也就是说,虽然物理环境决定演替类型、变化速度和发展多远的限度,但演替是受群落本身所控制的;③它以

稳定的生态系统为发展顶点,即在稳定的生态系统中,如果以单位能流量表示,就有最大的生物量(或高信息含量)和生物间共生功能。在特定地区中,群落由一个到另一个的整个取代顺序,称为演替系列(sere);而多少是过渡性的群落,可以称为系列期(seral stage)、发展期(developmental stage)或先锋期(pioneer stage)。到达最后的稳定系统则叫做顶极群落(climax)。因为某些种群的活动改变了物理环境,使条件有利于其他种群(也包括建立了对原有种群不利的条件),因此在达到生物与非生物因素之间的平衡以前,演替系列中一直发生着物种的交替。由此可见,这种理论强调生态演替的动因在于群落本身的内在因素,早期侵入生物的生活改变了原来的环境,环境变化的结果更适合于新入侵的种的生活,而对原来的物种反而不利,从而导致种类的更替,并向一定的方向发展。群落的演替是生态系统演替的基础,生态系统演替的含义包括生物群落及其栖息生境整体的演替。

本节所讨论的生态演替指几年、几十年或几百年时间尺度的群落演替,而生态系统的进化是以地质年代为时间尺度,称为地质演替(geological succession)。

(二) 演替的类型

1. 按演替的起始条件可分为原生演替和次生演替

① 原生演替(primary succession):这种演替是在从未被占据的区域、或者说是 在一个起初没有生命的地方所发生的演替。例如,由于海洋火山突然爆发,把某个岛上所有动植物全部毁灭了。几年以后,又有新的绿色植物侵入这一“荒芜之地”,一直发展到成为一个相对稳定的顶极群落。这种地区是研究原生演替最理想的地方。

② 次生演替(secondary succession):这种演替是在一个生态系统被破坏,但并未完全被消灭所发生的演替。在这种情况下,演替过程不是从一无所有开始的,原来群落中的一些生物和有机质仍被保留下来,附近的有机体也很容易侵入。因此,次生演替比原生演替更为迅速。

2. 按控制演替的主导因素可划分为自源演替和异源演替

① 自源演替(autogenic succession)或自发演替,即指演替是由群落内部生物学过程所引发的演替。自源演替的显著特点是由于群落中某种群的活动而改变其环境,这种被改造的环境对其本身不利,而对其他种群有利,从而被另外的物种所取代,这是群落演替的最基本和最普遍的原因。例如,陆地上一片

已被地衣-苔藓覆盖的裸岩,由于植物枯落物不断给很薄的土壤层增添有机物质,加上这些植物阻留风雨带来的细土粒和其本身分泌有机酸腐蚀岩石,土壤层就不断增厚。这种环境的改变反而不利于原有地衣-苔藓的生活,喜光耐旱的草本植物就可能入侵并逐渐为草本植被替代,并且演替将继续进行下去。

② 异源演替(allogenic succession)或称为被动演替,即演替由外部环境因素的作用所引起的演替。气候的变动,地形的变化以及人类的生产和其他改变环境的活动和污染等原因引起的演替就属于异源演替。如果异源演替过程超过自源演替过程,则群落的发展趋势可能与上述演替方向相反,系统就不可能保持相对的稳定,甚至可能导致生态系统的消灭。

3. 按群落代谢特征可分为自养性演替和异养性演替

① 自养性演替(autotrophic succession),在演替过程中,群落的初级生产量(P)超过群落的总呼吸量(R),即 $P/R > 1$,群落的有机物质就逐渐积累。例如陆地从裸岩→地衣、苔藓→草本→灌木→乔木的演替过程中,光合作用所

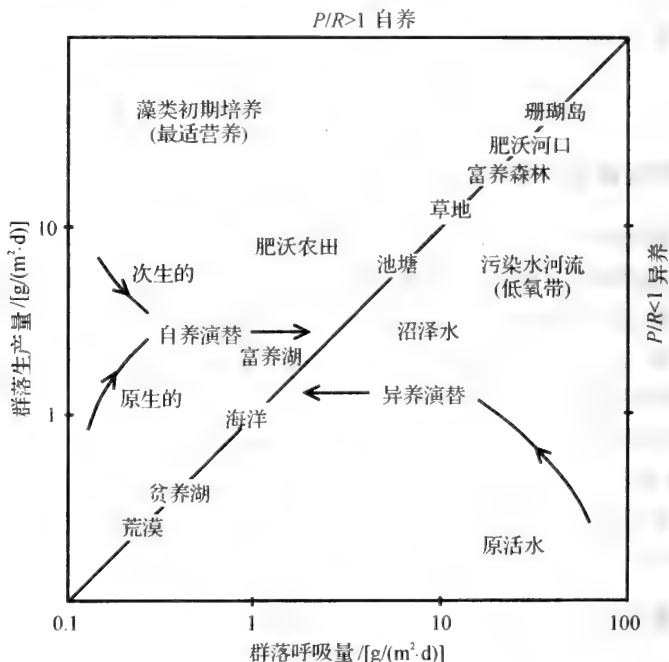


图 6.9 按群落代谢进行分类,各种群落型的地位(引自 Odum 1971)

异养演替群落输入有机物质或依存以前的贮存或积累而生活。箭头方向表示自养或异养演替的发展趋势。沿对角线的群落,在一年中的消耗量大致与生产量相等,因此可以视为代谢顶极群落

固定的生物量积累越来越多。

② 异养性演替(heterotrophic succession),在演替过程中群落的生产量少于呼吸量,即 $P/R < 1$,说明群落的有机物质在减少。异养性演替多见于受污染的水体。例如,海湾、湖泊或河流受污染后,因为那里细菌分解作用强烈,导致群落的有机质含量减少。图 6.9 的对角线代表群落生产量(P)与群落呼吸量(R)相等,对角线左侧 $P > R$,属自养性演替;右侧 $P < R$,属异养性演替, P/R 比率是表示群落演替方向的良好指标。

二、顶极群落和波动状稳定

(一) 单顶极群落与多顶极群落

群落的自源性演替最后形成稳定群落,就是顶极群落,它是与物理环境取得平衡的自我维持的系统。与发展中的或其他不稳定的群落相比较,在顶极群落中,生产量及输入量与群落消耗量及输出量相平衡。在海洋环境中,珊瑚礁生物群落被认为是进化成功的一种生物群落。它是一个相对稳定的、种类繁多的和适应性良好的顶极群落。

关于顶极群落的设想,一般是没有什么疑义的。但是,在解释这种设想时存在有二派意见。一种是认为任何区域只能有一个顶极群落,所有的群落都朝着这个顶极群落的方向发展(即便是很缓慢的),这个顶极群落的类型决定于那里的气候条件,只有气候才是演替的决定因素,这是“单顶极群落”(monoclimax)学派的意见。另一种意见认为,某一气候区域中的物理条件远不是同一的,况且,从更长时间尺度看,气候也是在变化的,因此设想所有群落都会终止于同一顶极群落是不现实的。他们认为同一气候区域内的不同生境中,可能有气候顶极、土壤顶极、地形顶极等多种类型的顶极群落。只要群落在环境因素作用下较长时间保持稳定状态,就是顶极群落。这是“多顶极群落”(polyclimax)学派的意见。一般认为,单顶极群落是一种理论上的顶极群落,而随环境条件的不同,可能形成一些不同类型的顶极群落,后者也能在相当长期中保持相对稳定。

(二) 波动状稳定

生物群落演替过程中,由外部产生的较为剧烈的但又多少是有规律的物理扰动,可能使演替维持在发展序列中的某个中间时期(例如幼年期或较成熟

的中间时期),群落不产生大的变化,这种状态即所谓波动状稳态(pulse stability)。在海洋环境中,河口湾和潮间带就被认为是维持在演替早期阶段。由于理化条件经常是不利的,种的多样性相应地就较低,只有少数种类有适应这种环境剧烈变动的生理条件。在潮间带,经常出现明显的种类成带现象和生物群落组成的季节性替换现象。另一方面,借助周期性潮汐的力量,使营养物质循环加速而提供能量,所以生物生产力水平是高的,食物条件丰富(特别是河口区),这里就挤满了生物,但它不是一个能自我维持的顶极群落。

应当指出,只有当整个群落中所有生物都适应于某种特定强度和频率的扰动时,波动状稳定性才能起作用。这种适应是在长期进化过程中通过自然选择获得的,如果是由人类活动引起的物理压力(突然、剧烈和不规律),群落就可能产生剧烈波动,而不能产生稳定性。

三、水生生物群落的生态演替举例

就群落演替的基质而言,演替可分为旱生演替和水生演替。旱生演替是陆地上的演替,如从裸露的岩石表面上从地衣-苔藓阶段直到乔木阶段的顶极群落的演替过程。陆地上的水生演替指淡水湖泊或池塘等的演替,由于演替过程中沉积物和有机质不断增加,使水体不断变浅,一般都发展到陆地群落。下面我们先讨论淡水湖泊(或池塘)生态演替的规律,然后联系海洋的一些生态演替现象以了解海洋群落演替的特征。

(一) 淡水湖泊(或池塘)的演替系列

演替开始于水陆交界处,包括以下几个演替阶段。

1. 沉水植物期

在水深3~5 m处的裸底开始生长沉水植物,构成湖底裸地的先锋植物。随着有机物质的积累加快,水进一步变浅,出现种类更替,从最初的轮藻发展为金鱼草、眼子菜等较高等的水生植物,它们的生长和繁殖能力强,增加了垫高湖底的作用。

2. 浮水植物期

水层变浅至2~3 m时开始出现浮叶根生植物(如菱角、睡莲等)。由于它们的叶子漂浮水面,水下光照条件不利于沉水植物生长,原有的沉水植物就被

推向水较深处。

3. 挺水植物期

由于水层继续变浅,水深至 1~2 m 开始出现直立水生植物,如芦苇、香蒲等。其中尤以芦苇最为常见,其根系发展,水底迅速抬高,湖底间而露出水面,开始具有陆生环境特点。

从沉水植物过渡到挺水植物阶段,典型水生动物(如鱼类)减少,而两栖类、水蛭和蜗牛等动物变多。

4. 湿生草本植物阶段

池底露出水面后成为暂时性水池,在干燥季节可能全部裸露。原来的挺水植物被一些禾本科、莎草科和灯心草科的湿生草本植物所取代,在适宜的条件下还能发育为木本群落的顶极期。

(二) 海洋生物群落的演替

海洋(与陆地相比较)总的来说是处于稳定状态,化学上和生物学上已保持很长时间的稳定,因此过去海洋学家比较不注意生态演替问题。其实,海洋也存在生态演替现象,并且由于演替与环境保护等现实问题密切相关,因此海洋生态演替(特别是近岸内湾的异源性演替规律)将越来越被人们所关注。

在一个沉积超过侵蚀和搬运速度的海岸,或在一个上升海岸的陆地扩散,人们也可以看到类似的演替现象。最初出现沼泽地,还受到潮汐的影响,可以生长一些耐盐性的草(如大米草),这些草也加速沉积过程。随着海水侵入的减少,乃至完全不侵入,同时淡水的冲洗作用加强,出现耐盐性小的植物种类或全陆生植物。最初是草,随之有灌木侵入,最后乃至有森林建立,同时引起了生境的进一步变化,这种变化可以进一步在底栖微型动、植物区系中得到反映。经过一段时间以后,海岸线也离开了一定距离,在这一距离中的不同位置处,可以看到上述的各种演替阶段。

下面介绍有关岩礁、污损生物和软质底生物群落演替的一些实验例子。

1. 潮间带岩礁群落演替实验

日本生态学家山本護太郎曾对日本北部岩礁潮间带演替过程进行实验研究。实验选择以藤壶、贻贝为优势种的附着生物群落所形成的带状结构的岩石带。开始时,将这些生物剥除下来,制成一个裸岩面。不久,单细胞藻及细

菌等微生物便覆盖了整个裸岩面。第二阶段,以这些微小生物为食的黑鳞蛾和短滨螺等腹足类软体动物便集中到这里来吃这些微小生物。此时的岩礁面已经与原来剥除、制造的裸岩面大不相同了。这种岩面对藤壶幼虫的定居来说,像是非常合适似的,藤壶的浮游腺介幼虫满满地定居在岩礁面上。这样一来,过去在岩面上占优势的黑鳞蛾和短滨螺就只留下一星点,一些则移到岩礁的更上部。第三阶段,以平均海面正下方为中心附着了真牡蛎幼体和海葵类。由于这些生物的幼体是附着生长在藤壶的躯体上,所以,随着牡蛎和海葵的生长,藤壶便被覆盖了。因此,在这一层看不到藤壶,仅在平均海面以上的那一层还残留一些。在真牡蛎和海葵的更下一层,附着生长着紫贻贝幼体以及贻贝和条纹格贻贝等幼体。这些东西也把藤壶盖住,因此,从表面看,藤壶也从这一层消失了。

在更下一层,则是终绯叶和鼠尾藻等藻类植物。

经过这样的几个阶段,便形成了以短滨螺-藤壶-真牡蛎-海葵-紫贻贝-贻贝-条纹格贻贝-终绯叶、鼠尾藻为顺序的岩礁潮间带的带状结构(图 6.10)。从人工制成裸岩面到恢复原来样子,只需很少几年时间。在演替过程中,先行的优势种群对后来的生物种群起着提供最基本生活条件的作用。

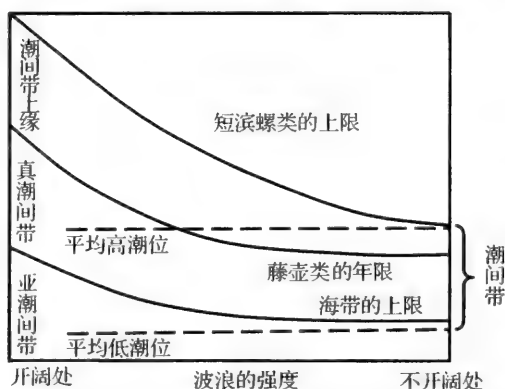


图 6.10 北海道所看到的岩礁潮间带生物的带状构造(转引自山本護太郎 1981)

2. 污损生物群落演替

久置在海中的码头、桩柱等表面污损生物群落的形成、发展与演替过程,大致可分为初期、中期和稳定期三个阶段(黄宗国,蔡如星 1984)。

(1) 初期阶段(微生物黏膜阶段)

放置海中的洁净物体表面,立即有细菌附着,两天后细菌可达每平方厘米几百万个之多。随后便出现硅藻,其数量也在短期内剧增。除上述两类外,尚有原生动物等其他生物。细菌和硅藻分泌黏液,形成了微生物黏膜(slime film),也称初级黏膜(primary slime)。在热带、亚热带海域,黏膜一般在七天左右即被大型生物的幼虫所取代。

(2) 中期阶段(发展阶段)

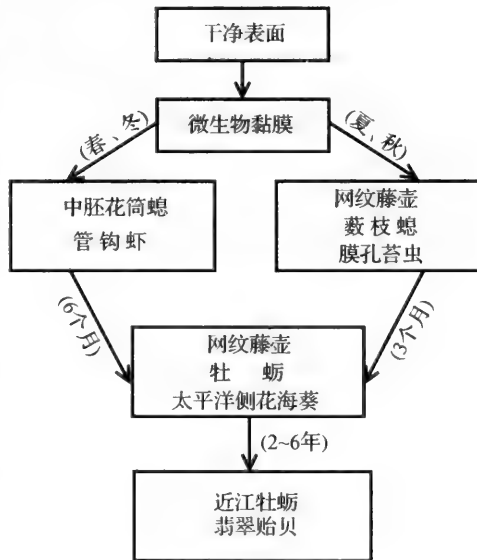
继微生物黏膜形成之后,大型污损生物的幼体开始附着,一些个体密度大、生长迅速的种类即成为群落中期阶段的主导种。在中国沿海,温暖季节只要一个月,皮海鞘、水媳、盘管虫和藤壶等都可分别成为优势种。这些种类又大致分为两种情况,生长迅速、生活周期短的种类(如水媳类)一般不超过3个月即衰退或死亡,被其他生物覆盖或取代。藤壶在温暖季节可继续生长达到性成熟,它们可能继续存活成为稳定群落的一员,也有些个体被其他生物所覆盖。

群落形成中期阶段的特点是种类数和个体数不断增多,群落的体积和重量不断增大,种类之间的演替现象明显。

(3) 稳定阶段

群落经历中期阶段的发展,一些生长期长、个体大的种类(如贻贝、牡蛎等)得到充分生长,排挤或覆盖了一些已经附着的中、小型种类,独占整个附着基的主要空间,因而成为稳定群落的主导种(图6.11)。稳定阶段的污损生物群落,种类比较复杂,体积和质量也比较大。随着时间的推移,群落的结构也不会发生很显著的变化。

前面两个例子整个演替过程经历的时间都较短,可以有以下两个原因来解释:一是与群落各物种的生活史有关,即演替种类个体都较小,繁殖速度快,世代时间短;二是演替系列中各种替代生物都是周围环境中“现有的”,图6.11 厦门港浮码头底部污损生物群落的演替(黄宗国、蔡如星 1984)



3. 软质底的生态演替

一个受自然或人为因素破坏了的沿岸软质海底,可能有局部范围没有底

栖生物生活。在这种情况下,如果外来干扰与破坏消失,就逐渐会有物种入侵、定居到这个没有生物的底质环境中。首先定居的几乎都是一些小型种类,特别是像小头虫属(*Capitella*)这一类能在有机污染严重的底质中生活的小型多毛类。它们生活在沉积物的最表层里,摄食沉降的有机颗粒,其生长速率很大,可在短期内达到很高的密度,但由于生活在表层,容易被邻近的小鱼虾吞食掉,所以死亡率也很高。随后有一些个体较大、生长和繁殖速率较慢的种类(如较大的多毛类、蛤类)定居。这些后来的定居者可以生活在较深的沉积物中,并且是真正的食沉积物者。随着不同生物有规律地入侵定居,沉积物环境也得到不断改善,管栖多毛类使海水通过栖管流动,逐渐增加的底栖动物的活动会提高沉积物的透气性和改变氧化还原电位的分布。另一方面,与其他颗粒物质相比较,所有定居下来的动物所产生的粪粒更易促进细菌的繁殖,而细菌本身则可作为这些底栖动物的食物,底栖环境的物质循环功能也逐渐得到恢复。

表 6.3 示 Rhoads 等(1978)在长岛滩进行的软质底生态演替的实验,从中可看出不同演替阶段定居者生活史特征的有规律变化。

表 6.3 长岛滩软质底生态演替实验中各期拓殖者的生活史特征(引自 Rhoads et al. 1978)

	到达数量高 峰的时间/d	最大丰度 /(个/m ²)	个体大小 /(mg/个)	世代周期 /a ⁻¹	生产率估计值 /[g/(m ² ·d)]	死亡率
早期定居者						
<i>Streblospio benedicti</i> (多毛类)	10	420 000	0.15~50	3~4	0.57	高
<i>Capitella capitata</i> (多毛类)	29~50	80 000	0.15~50	5~8	0.27	高
<i>Ampelisca abdita</i> (端足类)	29~50	10 000	0.5~1	2	0.06	高
<i>Owenia fusiformis</i> (多毛类)	—	—	0.5~1	—	—	高
<i>Mulinia lateralis</i> (贝类)	—	—	2~10	1~2	—	高
中期定居者						
<i>Nucula annulata</i> (贝类)	50	3700	5~10	1~2 ?	0.12	中等
<i>Tellina agilis</i> (贝类)	80	1400	≈5	1 ?	0.04	中等
<i>Pitar morrhuana</i> (贝类)	—	—	≈10	1	—	中等
后期定居者						
<i>Nephtys incisa</i> (多毛类)	86	220	30~70	1	0.03	低
<i>Ensis directus</i> (贝类)	175	30	100~300	1	0.01	低
<i>Nassarius trivittatus</i> (螺类)	50~223	—	3~10	2	0.01	低

四、演替过程群落结构与机能的变化

生态系统演替过程往往结构趋于复杂、物种多样性增加、功能更完善和稳定性更增强。Odum 曾全面归纳生态系统发展中结构与功能特征的变化趋势(表 6.4),下面就表中的部分内容作简要说明:

① 群落中物种的多样性一般是在演替的初期低,越接近顶极越高,均匀性方面的变化也基本上有同样的趋势。不过,在演替过程中,物种多样性是否增加,决定于生物量增加时潜在的生态位是否增加,分层性和其他生物学组织的后果是否超过由个体大小和竞争增加所带来的竞争排斥反效应。

② 生化多样性(bio-chemical diversity),包括生物量中的有机化合物多样性(如色素、酶等)以及在群落代谢提高中向环境分泌或排出的产物的多样性是初期低,顶极高,这是比物种多样性更重要的趋势。在演替发展过程中,有机的外代谢产物有助于维持群落的稳定。

③ 群落中的生物体一般是初期个体小,且生活周期短(r 选择种类的特征),越接近顶极阶段,越有一些大型生物种增加进来,它们具有成为较长世代种的可能性(K 选择种类的特征)。

④ 层状结构或局部不均一性在演替初期不发达,而在顶板阶段则非常发达(如前面列举的岩礁潮间带带状结构的演替过程)。

⑤ 生物的生态位在顶极阶段是很特殊的,它们各自进行狭窄的食物链选择(存在分食现象),而在演替初期,动物常表现出争食某种生物而出现食物短缺现象。

⑥ 在演替初期,初级生产力或总光合作用量(P)超过群落的呼吸作用(R),因此 P/R 比率大于 1,随着演替发展, P/R 比率逐渐接近于 1。换言之,在成熟的群落,固定的能量与维持消耗的能量(即群落的总呼吸量)趋向平衡,这时群落的净生产量就由大变小甚至趋向于零。 P/R 比率是表示群落相对成熟度的最好功能指标。

⑦ 与此相关的是生产量(P)与生物量(B)的比率随着演替的推移从高到低。群落中现存生物量在演替初期很少,到顶极期增多。如果把随时间的推移而积累起来的有机物量考虑进去的话就容易理解了(因为 $P > R$ 时,有机物质和生物量就会在系统中积累起来)。

⑧ 在演替初期,生物之间的食物联系是比较简单的、线状的,在成熟期,食物链变成复杂的食物网,而且有机碎屑在作为食物来源以及营养物再生中的作用越来越重要。

表 6.4 生态系统发展中结构和功能的特征变化趋势(引自 Odum 1971)

生态系统特征	发展期	成熟期
群落的能量学		
1. 总生产量/群落呼吸(P/R 比率)	大于 1 或小于 1	接近 1
2. 总生产量/现存生物量(P/B 比率)	高	低
3. 生物量/单位能流量(B/E 比率)	低	高
4. 净生产量(收获量)	高	低
5. 食物链	线状,以牧食链为主	网状,以腐屑链为主
群落的结构		
6. 总有机物质	较少	较多
7. 无机营养物质的贮存	环境库	生物库
8. 物种多样性——种类多样性	低	高
9. 物种多样性——均匀性	低	高
10. 生化物质多样性	低	高
11. 分层性和空间异质性(结构多样性)	组织较差	组织良好
生活史		
12. 生态位宽度	广	狭
13. 有机体大小	小	大
14. 生活史	短,简单	长,复杂
营养物质循环		
15. 矿质营养循环	开放	关闭
16. 生物和环境间交换率	快	慢
17. 营养循环中腐屑的作用	不重要	重要
选择压力		
18. 增长型	增长迅速(r 对策)	反馈控制(K 对策)
19. 生产	量	质
稳态		
20. 内部共生	不发达	发达
21. 营养物质保存	不良	良好
22. 稳定性(对外扰动的抗性)	不良	良好
23. 熵值	高	低
24. 信息	低	高

⑨ 对无机营养盐来说,初期多半依靠外部供给,即依靠外来的营养盐进行生物生产。而在顶极阶段,对群落内部循环所增加的营养盐的依赖超过外来供应的依赖。因此,对营养物质循环来说,在初期是开放的,到了成熟期则是较封闭的。

⑩ 互利共生、寄生和其他共存形式在演替过程中的重要性逐渐增加,较好的负反馈机制使成熟的生态系统保持稳定。

生物群落的演替对策,基本上与生物圈长期进化发展的对策相同,即加强对物理环境的控制(或与物理环境形成稳态),使系统达到免受扰动的最大保护力。

本章提要

1. 生态系统中的生物成分就是生物群落。生物群落是生活于特定自然环境中的各种生物种群所组成的一个具有相对独立的成分、结构和机能的生物社会,它们彼此之间及其与环境之间相互作用,借助生态学调查能够与其相邻的群落区分开。群落的种类组成、物种多样性、空间结构以及群落的生态演替等是群落层次的基本属性。掌握群落生态学的基本原理是保护生物多样性(及恢复受损生态系统)的重要理论依据。

2. 群落的物种多样性是分析群落结构的最重要内容,组成群落的各种生物种类和数量有很大差异,用优势种、常见种和偶见种来区别之。优势种是生物量和数量占优势的种类,反映着群落的基本特性。物种多样性有明显的地理差异,热带海区生物群落的种类多样性程度高,北方海区群落的物种组成较简单,深海多样性水平也很高。多样性指数可用来描述群落的物种丰度以及各种类数量比例(均匀度)。

3. 大多数生物群落都有垂直分层的空间结构,即不同种类出现在群落生境的不同垂直空间上。海洋生物群落的垂直分布现象很普遍,包括生活于不同水层或岩岸的不同部位以及沉积物的不同层次等。这种垂直分布现象多与物理条件(光照、水温等)、生物之间相互关系(食物、天敌等)以及生物本身的适应性有关。生物群落的空间结构对充分利用环境资源和缓和种间竞争的紧张度有重要意义。

4. 很多海洋生物群落的种类组成表现出季节变化的特征。这种现象在温带海区的浮游植物群落表现得特别明显,在季节演替过程中,种类组成、细胞大小、分裂速度和细胞密度等在演替早期(新的富营养水上升开始)、中期和

后期(营养盐耗尽)都呈有规律的变化,这种周期性的演替现象与环境条件(特别是营养盐供应)的周期性变化以及浮游动物的选择性捕食作用有密切关系。

5. 群落交错区(群落之间的过渡带)的环境条件往往与其邻近群落内部核心区有明显差别,生物的组成和种群的密度也有相应的变化。有的交错区含有相邻群落的一些特征种,又仅有生活于交错区的种类,因而可能有较多种类栖息于交错区,但是这种边缘效应不一定是普遍规律。通常新形成的交错区种类组成和能流结构的稳定性较差,而形成已久的交错区(生物通过长期适应)稳定性水平较高。人为因素(如围海造田、修堤筑坝等)造成自然群落的生境片断化(增加很多边界、缩小交错区面积)将对物种的生存造成巨大的影响。

6. 很多因素对形成群落结构有影响:广食性捕食者和狭食性捕食者捕食作用的结果都可能影响群落的种类组成,而关键种对维持群落结构的稳定性有重要作用;种间竞争可能通过生态位分化使更多的物种共存;空间异质性程度高的生境有更高的物种多样性;各种不同的干扰以及干扰的程度和频率都会影响群落的结构,中等程度的干扰是维持群落物种多样性的重要因素。此外,岛屿的群落结构及其稳定性与岛屿的面积大小、距离大陆的远近有直接关系。

7. 群落的种类组成会随着时间推移而不断更替,这种生态演替是有规律地向一定方向发展,因而是可预见的。物种更替的基本动因是群落本身造成物理环境的改变,改变了的环境反而对原先的种类不利,对新入侵的种类有利。种类更替发展到顶极群落以后可保持较长时间的相对稳定,顶极群落具有最大的生物量(或信息含量)和生物共生功能。

8. 单顶极群落是指某一区域的所有生物群落都会向单一的顶极群落发展,它是由该区域的气候条件所决定的,单顶极群落是一种理论上的顶极群落概念。实际上,同一气候区域中的物理条件可能有很大差异,在这一气候区域内的不同生境中就会有各种不同类型的顶极群落(多顶极群落的概念)。此外,在环境条件有周期性、有规律地波动时,群落可能长期维持在发展系列中的某个中间阶段而不产生大的变化(群落中各种生物都能适应于这种环境变动),这种状态就是所谓群落的波动状稳态(如海陆交界的潮间带)。

9. 生态演替过程中,群落的结构与功能同时发生有规律的变化。结构方面的变化主要有:演替初期,生物种类多表现出r选择生活史类型的特征,随着演替进程,逐渐增加K选择生活史特征的比例。内部共生关系也从不发达向较发达转变。在功能方面,随着演替的进行,最重要的指标是生产量与呼吸量比率从大于1(或小于1)发展到接近于1。相应的,群落净生产量则从高到低,能流渠道从线状到网状,碎屑食物链的重要性大为增加。营养物质循环从

初期的开放性转向后期的相对封闭性。

10. 由外部环境因素作用引起的群落演替称为异源演替,外部因素有自然因素(如气候变化)和人类干预的因素(人类生活和生产活动对环境造成的破坏)。如果异源演替过程超过自源演替过程,则群落的发展趋势及群落的结构功能变化将与上述自源演替的方向相反,系统就不可能保持相对稳定,甚至导致生态系统的崩溃。

11. 概念与术语:生物群落(biotic community 或 biocoenosis),物种多样性(species diversity),相对丰盛度(relative abundance),营养结构(trophic structure),空间结构(space structure),群落的演替(community succession),平行的底部生物群落(parallel bottom communities),生态等值(ecological equivalents),种的丰富度(species richness),优势种(dominant species),常见种(common species),稀有种(rare species),均匀性(evenness),进化时间理论(evolutionary time theory),稳定时间假说(the stability-time hypothesis),辛普森多样性指数(Simpson's index of diversity),香农-威弗多样性指数(Shannon-Weaver index),梁概念(girder concept),斑状分布(patch distribution),季节演替(seasonal succession),群落交错区(ecotone),边缘效应(edge effect),关键种(keystone species),食物-限制种团(food-limited guild),基底-限制种团(substrate-limited guild),空间异质性(spatial heterogeneity),干扰(disturbance),生态演替(ecological succession),演替系列(sere),顶极群落(climax),地质演替(geological succession),原生演替(primary succession),次生演替(secondary succession),自源演替(autogenic succession),异源演替(allogenic succession),自养性演替(autotrophic succession),异养性演替(heterotrophic succession),单顶极群落(monoclimax),多顶极群落(polyclimax),波动状稳态(pulse stability)

思考题

1. 什么叫生物群落? 群落组织层次有哪些属性?
2. 举例说明海洋浮游生物和底栖生物按生境划分群落时其生境分析内容有何差异?
3. 生物群落的物种多样性有何地理分布上的规律?
4. 如何理解群落的多样性和群落稳定性的关系?
5. 试分析影响群落结构的因素。
6. 怎样认识群落交错区和边缘效应?

7. 何谓群落的生态演替? 群落演替有哪些类型?
8. 什么是演替顶极? 你对演替顶极理论有何认识?
9. 生态演替过程中群落的组成结构和功能有哪些变化?
10. 你认为研究群落的生态演替有何现实意义?

第七章 海洋初级生产力

学习目的:本章要求掌握有关海洋生产力的各种基本概念、影响海洋初级生产力的各种因素及海洋初级生产力的地理分布和季节分布规律,了解全球海洋初级生产力研究的新进展、初级生产力的测定方法(^{14}C 法低估生产力的原因),掌握海洋新生产力的分布规律和研究新生产力的意义。

第一节 海洋生物生产及初级生产力的测定方法

一、生物生产力的有关概念

生物生产力就是生物通过同化作用生产(或积累)有机物的能力,它包括以下相互联系的部分:

1. 初级生产力(primary productivity)

即自养生物通过光合作用或化学合成制造有机物的速率。初级生产力包括总初级生产力(gross primary productivity)和净初级生产力(net primary productivity)。前者是指自养生物生产的总有机碳量;后者是总初级生产量扣除自养生物在测定阶段中呼吸消耗掉的量(呼吸作用通常估计为总初级生产力的10%左右)。

2. 次级生产力(secondary productivity)

即除生产者外的各级消费者直接或间接利用已经生产的有机物经同化吸收、转化为自身物质(表现为生长与繁殖)的速率,也即消费者能量储蓄率。由于消费者只利用已经生产出来的食物,扣除自身呼吸消耗,并被一个完整的过程转化为不同组织,因此,次级生产力不分为“总”的和“净”的量。

3. 群落净生产力(net community productivity)

上述净初级生产力是代表生态系统中自养生物的净产量,这些能量又被

自养生物以外的全部生物所消耗和利用,并形成生态系统中生物成员的净生产量。群落净生产力往往指在生产季节或一年的研究期间,未被异养者消耗的有机物质的储藏率:

$$\text{群落净生产力} = \text{净初级生产力} - \text{异养呼吸消耗}$$

在所有这些定义中,术语“生产力”(productivity)、“生产率”(rate of production)是同义的,生物生产力用单位时间内单位面积(或体积)中所同化储存的有机物的量来表示。例如,初级生产力常用单位时间单位面积合成的有机碳量 $[\text{mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})]$ 表示。

4. 现存量及周转率

现存量(standing crop)通常认为与生物量(biomass)是同义的,指某一特定时间、某一空间范围内存有的有机体的量(B),即个体数量乘以个体平均质量。它是在某一段时间内生物所形成的产量(P)扣除该段时间内全部死亡量(E)(被捕食和自然死亡)后的数值:

$$B_2 = B_1 + P - E = B_1 + \Delta B \quad (7.1)$$

生物量可以用单位面积(或体积)中的有机碳量或能量来表示。自养者生物量也可以用叶绿素含量来表示。

周转率(turnover rate)是在特定时间阶段中,新增加的生物量与这段时间平均生物量的比率(常用 P/B 表示)。周转率的倒数就是周转时间(turnover time),它表示现存量完全改变一次或周转一次的时间。图 7.1 表示两个现存量相等而周转率不同的系统,很能说明周转的含义。

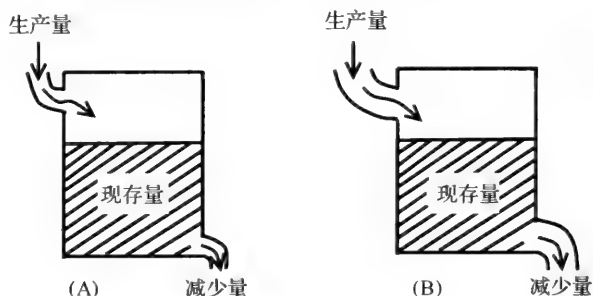


图 7.1 两个平衡的群落(输入=输出)的模式(引自 Krebs 1978)

(A) 输入和输出都较低、周转慢; (B) 输入和输出都较高、周转快

应当指出,生产力与现存量之间虽然是有联系的,但却是完全不同的概念,可能存在现存量多而生产力低或现存量少而生产力高的情况,前者如陆地

森林,后者如海洋浮游植物。海洋浮游植物的周转率比陆地的快得多,在代谢最旺盛的时候,浮游植物一天的生产量可超过其现存量。这与它们的个体小、代谢速率很高有关系。所以现存量还应与周转率结合起来,才能较好地反映它与生产力的关系。

二、初级生产过程的基本化学反应

(一) 光合作用(photosynthesis)

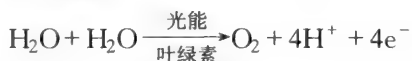
与陆地上一样,海洋最主要的初级生产过程是光合作用过程,即植物通过光合作用吸收太阳光能,以水、 CO_2 (包括氮、磷等营养盐类)为原料,把无机碳还原成植物体有机碳的过程。

光合作用包括光反应和暗反应的一系列非常复杂的化学反应过程,其中有的细节至今尚未清楚。

1. 光反应(light reaction)

主要是叶绿素吸收光能并通过一系列的光化学反应产生 O_2 ,同时把光能转化为 ATP 和 NADH_2 的化学能,这些反应必须在光照条件下才能进行。

(1)吸收光能产生还原能:



(2)能量以 ATP 和 NADH_2 形式贮存:

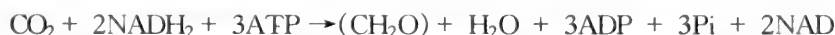


式中, Pi 为无机磷酸盐; NAD 为烟酰胺腺嘌呤二核苷酸; NADH_2 为其还原型; (O_2) 是细胞内的一系列反应产生的,不是气态或溶解的氧气。

实际上,与光能吸收有关的仅是第一个反应。

2. 暗反应(dark reaction)

暗反应是利用上述光能转化为化学能的能量进行酶促反应,即以光反应中产生的高能 ATP 和 NADH_2 把 CO_2 还原成高能的碳水化合物(CH_2O), NADH_2 在反应中起氢供体的作用。



应当指出,叶绿素是光合作用中能把吸收的光能直接通过电子传递给光

合系统的色素,其吸收峰仅限于某些波长范围。不过,海洋藻类还具有其他类型辅助色素(accessory pigment),包括胡萝卜素、岩藻黄素、藻蓝蛋白,等等,它们可以吸收其他波长的可见光,并把这些能量传递给叶绿素。如果考虑到海水中的光学条件,辅助色素对海洋植物的能量利用效率(从而对初级生产力效率)有重要意义。

(二) 化学合成作用(chemosynthesis)

在海底沉积物的次表层或少数缺氧的海区生活的某些化学合成细菌[化能自养生物(chemoautotroph)]能借助简单的无机化合物(如 CH_4 、 H_2S)氧化获得能量还原 CO_2 来制造有机物,称为化学合成作用,可以用下式表示其产生还原能的反应:



式中, H_2A 代表还原性无机物(如 H_2S),通过脱氢酶把它们氧化; AO 为氧化的终产物(如 SO_4^{2-})。以下步骤与光合作用的有关反应类似,即利用所产生的还原能 $[\text{H}^+ + \text{e}^-]$ 一部分用于合成 ATP:



式中, O_2 是游离态或无机化合物(NO_3^- 或 SO_4^{2-})中的氧。

另一部分用于还原 NAD 成 NADH_2 :



再用来合成碳水化合物(与上面所提的暗反应一样)。

三、海洋初级生产力的测定方法

(一) ^{14}C 示踪法

^{14}C 法是丹麦科学家 Steemann-Nielsen 在 20 世纪 50 年代首先应用于海洋方面的研究。随后的大量海洋调查多采用这种方法来测定水域的初级生产力。其主要原理是把一定数量的放射性碳酸氢盐 $\text{H}^{14}\text{CO}_3^-$ (或碳酸盐, $^{14}\text{CO}_3^{2-}$) 加入到已知二氧化碳总量的海水样品中,经过一段时间培养,测定浮游植物细胞内有机 ^{14}C 的数量,就可以计算出浮游植物的光合作用速率。在实际工作中,水样采自不同的深度,每一层水样分装在白瓶(透光)和黑瓶(空白)里。实验开始时,向以上各水样品加入一定量的 ^{14}C 溶液,然后把水样浸

入原来采样的水层中去(白瓶水样既有光合作用又有呼吸消耗,黑瓶水样只有呼吸消耗)。实验经过一段时间后(通常 2~4 h),取出水样,经过滤洗涤和酸雾处理后测定滤物的 ^{14}C 数量,按下式计算同化的有机碳量:

$$P = \frac{(R_s - R_b)W}{R \cdot N} \quad (7.2)$$

式中, P 为初级生产力 $[\text{mgC}/(\text{m}^3 \cdot \text{h})]$; R_s 为白瓶水样有机 ^{14}C 的放射性计数; R_b 为黑瓶水样有机 ^{14}C 的放射性计数; R 为加入 ^{14}C 的总放射性; W 为海水总二氧化碳量 (mgC/m^3) ; N 为培养时间(h)。

为测得透光层的产量,将各层水样所得结果积分计算每平方米海面下的生产量 $[\text{mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})]$ 。

这个方法的优点是准确性高,对于生产力水平较低的海域也可获得较为满意的结果。一般认为 ^{14}C 法所得结果接近于净产量的数值。

从原则上说, ^{14}C 示踪法应当把采集水样加入 ^{14}C 后放回原来的不同深度进行现场培养,称之为现场法(in situ method)。但是,调查船只在大范围海区进行测定时,是很难这样做的。因而通常采用一种模拟现场海区的方法来弥补,就是把水样采上来后在调查船只上用不同程度被削弱了的太阳光或人造光模拟采水层的光强和温度条件进行培养,以这种方法代替现场测定过程,称之为模拟现场法(the simulated in situ method)。

(二) 叶绿素同化指数法

同化指数(assimilation index)或称同化系数(coefficient of assimilation)是指单位 Chl a 在单位时间内合成的有机碳量,其单位为 $\text{mgC}/(\text{mg Chl a} \cdot \text{h})$ 。

这种方法是 Ryther 和 Yantsch 最早提出来的。其根据是在一定条件下,植物细胞内叶绿素含量和光合作用产量之间存在一定的相关性,从而根据叶绿素(Chl a)和同化指数(Q)来计算初级生产力(P)。

$$P = \text{Chl a 含量} \times Q \quad (7.3)$$

式中,Chl a 含量和 Q 分别以分光光度法和 ^{14}C 测定。此方法的最大优点是在同一海区调查时不必每个测站都采用 ^{14}C 法,而是取几个代表性站位用 ^{14}C 测得 Q 值,其余站位只测 Chl a 含量,即可应用上式估算各站初级生产力。

叶绿素测定:先通过能溶解于丙酮溶液的超滤膜将浮游植物从一定量(1~5 L)的海水中滤出,然后用 90% 丙酮溶液提取叶绿素,以分光光度计测定叶绿素在丙酮溶液中的光密度。应用下式计算叶绿素的含量(1 cm 光程比色槽, E 为经 750 nm 波长校正后的吸光值):

$$\text{叶绿素 a 含量} = 11.85E_{664} - 1.54E_{647} - 0.08E_{630}$$

$$\text{叶绿素 b 含量} = 21.03E_{647} - 5.43E_{664} - 2.66E_{630}$$

$$\text{叶绿素 c 含量} = 24.52E_{630} - 1.67E_{664} - 7.60E_{647}$$

$$\text{叶绿素含量}(\text{mg}/\text{m}^3) = \frac{C \times V_a}{V_w \times 10} \quad (7.4)$$

式中, V_a 为丙酮体积(ml); V_w 为过滤海水体积(L); C 为上式中三种叶绿素含量。

同化指数是以光合作用速率结合其叶绿素 a 含量来表示光合作用活性(photosynthetic activity)的量值。因此,同化指数对于比较不同海区(或同一海区的不同季节)的光合作用活性水平是一个很有用的指标。例如,某海区光合作用产量是 $20 \text{ mg C}/(\text{m}^3 \cdot \text{h})$,另一海区是 $50 \text{ mg C}/(\text{m}^3 \cdot \text{h})$,浮游植物生物量以 Chl a 表示分别是 $2 \text{ mg}/\text{m}^3$ 和 $25 \text{ mg}/\text{m}^3$ 。虽然后者的光合作用产量高于前者,但是通过同化指数的比较,可以看出后者的光合作用活性水平却低于前者。

影响同化指数的因素是多方面的,除了与不同藻类的适应性有关外,还与环境的营养盐含量、光照条件和温度等因素有关。不同条件下同化指数最大值(Q_{\max})的范围列于表 7.1。

表 7.1 最大同化指数(Q_{\max})范围(摘引自 Lalli & Parsons 1997)

一般范围	2~14
低温 2~4℃	2~3.5
高温 8~18℃	6~10
低营养盐(如黑潮区)	0.2~1.0
高营养盐、高温(如热带沿岸区)	9~17

单位: $\text{mgC}/(\text{mg Chl a} \cdot \text{h})$ 。

对于大型藻类和维管束植物的产量估计,迄今尚无统一方法。一般采用重复收获定期产量或在各不同生长期计算它们的生长量,或用钟罩测定气体交换等方法估算产量。

第二节 影响海洋初级生产力的因素

影响初级生产力的生态因子主要是光照条件和植物所需营养物质的含量,包括与两者相关的其他水文条件。在自然条件下,这些因子是不断地改变的。

一、光

藻类的光合作用与辐照度的关系虽然因种而异,但是一般都呈抛物线关系(图 7.2),在低的辐照度下是倾斜的直线,说明由于光线有限,光合作用速度被光化学反应所制约,光合作用生产与光强成正比。在稍强的辐照度下,曲线弯曲,逐渐变成与横轴平行,这时光合作用被酶促反应的速度所制约,光合作用达到饱和。如果继续增加辐照度,光合作用中暗反应不能跟上光化学反应,后者会导致光氧化,从而破坏叶绿体中诸如酶那样的化合物,因此光合作用的总速率下降。此外,强光下光合作用的下降还可能由于光线刺激呼吸作用加强,从而产生“光呼吸作用”(photorespiration),提高已固定的化合物的新陈代谢作用;或者高光能是出现在光合作用所需营养物发生短缺时,已固定的产物从细胞内向外渗透出的速率加大所引起的。

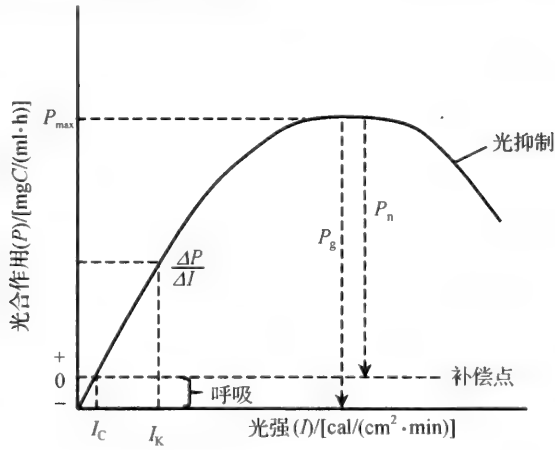


图 7.2 光合作用对光强变化的反应(引自 Parsons et al. 1984)

在光抑制之前的曲线可用下式表示：

$$P_g = \frac{P_{\max}[I]}{I_K + [I]} \tag{7.5}$$

式中, P_g 和 P_{\max} 分别表示总生产速率和最大生产速率,可用同化指数表示;
 I_K 为当 $P = P_{\max}/2$ 时的光强; I 为现场光强。

根据(7.5)式,如果已知不同种类的 P_{\max} 和 I_K ,则可计算出某一特定光强
(I)条件下哪一种植物生长得更快。

由于光合作用会因光照过强而受到抑制,因而在自然海区最旺盛的光合

作用常常不是在海洋的最表层内进行的(见图 7.3)(表层光合作用还受紫外光的抑制)。同样,由于海洋中光照强度随深度的增加而减弱,可以预料,在某一深度层,植物 24 h 中光合作用所产生的有机物质全部为维持其生命代谢消耗所平衡了,没有净生产量($P = R$),我们称这样的深度为补偿深度(the compensation depth)。补偿深度处的光强称为补偿光强(the compensation light intensity)。在补偿深度的上方,光合作用率超过呼吸作用率,所以有净生产;而在补偿深度的下方,则没有净生产了。应当指出,补偿深度是会变化的,它不仅取决于纬度、季节和日光照角度,也受天气、海况和海水混浊度的影响。在近岸区,补偿深度仅十几米至几十米,而在大洋区,补偿深度可能超过 100 m。

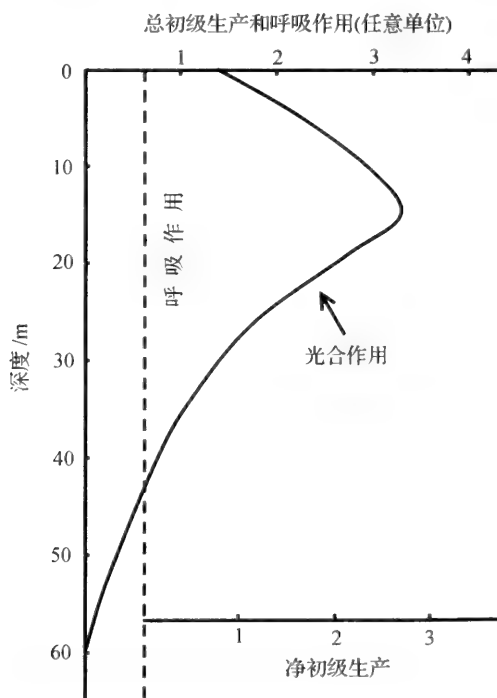


图 7.3 中纬度海区晴天的初级生产与深度的关系(引自 Tait 1981)

根据式 $I_D = I_0 e^{-KD}$ 可得

$$\ln I_D = \ln I_0 - KD \quad (7.6)$$

$$D = \frac{\ln I_0 - \ln I_D}{K} \quad (7.7)$$

以补偿深度的光强 I_C 取代 I_D , 则 D 即为补偿深度(D_C)

$$D_C = \frac{\ln I_0 - \ln I_C}{K} \quad (7.8)$$

式中, I_0 可现场实测; K 根据式(7.7)计算; I_C 可通过实验测得。

二、营 养 盐

植物的光合作用过程同时需要吸收多种营养物质(nutrient), 大部分营养物质在海水中的含量不会构成限制因子, 但是其中无机营养盐类(NO_3^- 、 PO_4^{3-} 等)的含量是影响初级生产力的重要因子, Fe 和 Mn 等微量元素在某些海区的含量不足也可能限制初级生产。还有, 在某些海区硅酸盐的缺乏可能是硅藻生长的限制因子。

外部介质中某些物质转移到细胞内是通过一类透性酶(permease)来实现的。这类酶的功能是控制化合物或离子进入植物细胞的速率, 并使藻类能从营养物质浓度较低的环境介质中吸收营养元素到高浓度的细胞内来。

在低浓度条件下, 吸收速率随着浓度提高而迅速增大, 达到一个平衡状态。然后, 吸收速率不再随浓度提高而加快。这种吸收规律适用于几种氮盐或磷酸盐, 而且不管在贫营养水域或富营养水域都是相似的, 可用酶动力学的米氏方程来描述:

$$v = \frac{V_m \cdot S}{K_s + S} \quad (7.9)$$

式中, v 是营养盐被吸收的速率; V_m 是最大吸收速率(常以 $\mu\text{mol/h}$ 为单位); K_s 是吸收速率为最大吸收速率的一半时的介质浓度, 称为吸收半饱和常数(a half-saturation constant for nutrient uptake), 以 $\mu\text{mol/L}$ 为单位; S 是介质中的营养盐浓度。 K_s 值可通过整理上式后以 S/v 对 S 的直线回归求得(图 7.4)。

吸收半饱和常数(K_s)的大小是种群对竞争限制性营养盐能力的一个重要指标, 通常被认为是一个相对稳定的参数, 实际上 K_s 并不真是常数, 它随温度和藻类细胞内营养物质的浓度而改变。不过, K_s 是种群在一定条件下对某种营养环境长期适应的结果, 可以确定某一自养种群能够生长繁殖的最低营养盐浓度。 K_s 越小, 说明种群对低营养盐条件的适应能力越强。通常沿岸种类有较高的 K_s 值, 而大洋种类 K_s 值较小, 另外, 粒径较小的浮游植物细胞通常 K_s 也较小。由于不同种类的 K_s 值不一样, 同一地区营养盐含量的季节变化也会导致浮游生物群落组成的季节更替(如温带海区硅藻水华之后甲藻迅速繁殖起来)。

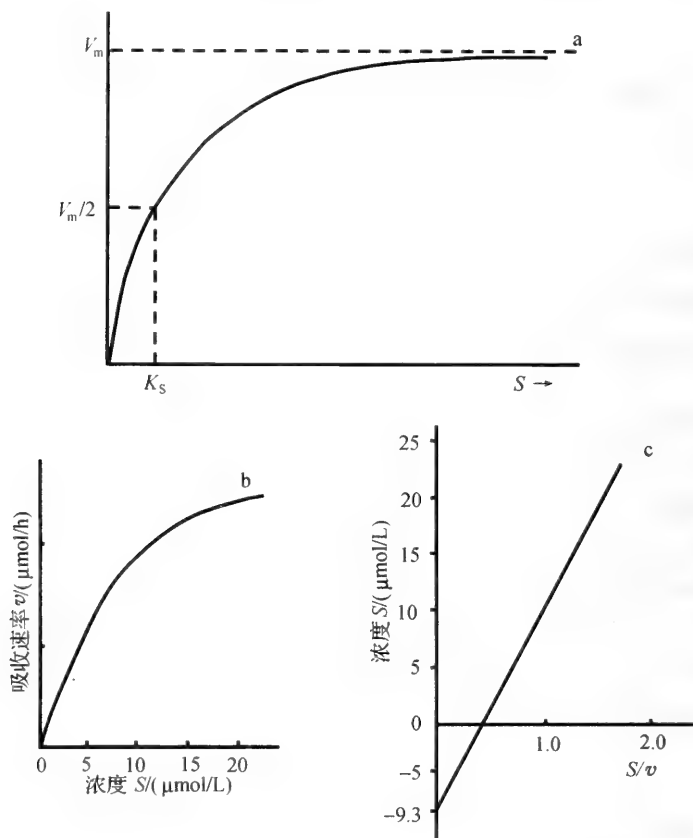


图 7.4 浮游植物对营养盐的吸收动力学(a)和 K_s 值(b、c)

如果将 K_s 值与不同浮游植物的生长速率特征联系起来,对 K_s 值在浮游植物竞争中的作用分析就更全面。最简单的情况是,如果有两个种的 K_s 一样,则竞争结果是有较高最大生长速率的种占优势;如果 K_s 值不一样而最大生长速率一样时,则 K_s 值小的种在低营养盐条件下占优势;如果 K_s 和最大生长速率都不一样时,则 K_s 值小的种在低营养盐条件下占优势,在营养盐丰富的条件下,最大生长速率较高的种占优势。

最大吸收速率 (V_m) 是反映细胞营养水平和环境限制程度的指标 (Rhee & Gotham 1981), 细胞营养水平越低, 环境限制程度越高, 则 V_m 越大。

海洋植物大量地从海水或底质中吸收无机盐以合成氨基酸、蛋白质、核酸等生命活动所需要的物质。如果环境中缺乏这些无机营养盐, 植物的生长就要受到限制。早在 20 世纪 60 年代初, Kain 和 Fogg 对海洋原甲藻 (*Prorocen-*

trum micans)进行的无菌实验证明,培养液中最后的细胞浓度正比于培养液初始时的含氮量。另据报道,如果环境氮含量不足,细胞的含氮量就下降。例如,把 *Cachonina niei* 培养在缺乏氮的培养液中,其细胞内含氮量比正常值下降将近一半,即细胞内 C 和 N 含量的比值从 100:13 提高到 100:7。如果是小球藻(*Chlorella*),细胞内含氮量可能降为正常值的 1/4 或 1/5。光合作用的产物也同时有所变化,碳水化合物和类脂化合物取代了一部分蛋白质。当细胞内的氮含量下降到一定限度以后,细胞就不能进行分裂。

与植物对氮的要求一样,如果海水中缺乏磷,它们就不能正常生长繁殖。一些实验表明,如果培养液的磷含量不足时,细胞内的磷含量也随之下降,其 N 和 P 含量的比值随之上升。

海洋浮游植物个体都很小,它们只能从其细胞之间很小的水体摄取营养。因此,细胞周围的营养物质将很快被耗尽。不过,浮游植物具有一定程度的适应能力。例如,移动的腰鞭毛藻类能够在微尺度上变换“水团”,而沟鞭藻甚至能以横鞭毛的抖动来保持其表面上水体的运动,这也许是具有鞭毛种类的主要选择优势。不移动的硅藻类则有由于重力作用而下沉的倾向,这种情况在一定程度上使其可能保持较适宜的营养吸收条件。

应当指出,与陆地比较,海洋中营养盐类的总量比陆上耕地土壤的少几个数量级,但更重要的是海水中营养盐的含量分布很不均匀。由于浮游植物主要分布在表层水域,这里的营养盐被植物所吸收,容易形成缺营养盐的状态。因而,海洋表层营养盐的补充情况就成为决定初级生产量的重要条件了。如果透光层营养盐能及时得到补充,产量就高;反之,产量就低。

三、铁(Fe)

铁是植物生命活动必需的一种微量元素(例如,光合作用的物质基础——叶绿素的合成需要 Fe,硝酸和亚硝酸还原酶也需要 Fe)。在某些大洋区,Fe 是影响海洋初级生产力的另一重要因子。早在 20 世纪 30 年代,Gran 和 Hart 就提出 Fe 可能是浮游植物生长的一种限制因子(最小量因子)。后来 Martin 也提出,海洋中微小的浮游植物需要 Fe 以便从海水中吸收 N、P 营养盐,就像农作物需要 Zn 和 Mg 等微量矿物质一样。Martin(1991)报道,在北大西洋 Ross 海,要使 Fe 不成为浮游植物生长的限制因子,其含量必须高于 0.5 nmol/kg;而在赤道海区,必须高于 0.3 nmol/kg,若低于上述阈值,浮游植物生长就会受到影响。

Fe 在海水中的分布很不均匀,从大洋到近岸,其含量范围大约为 0.001~

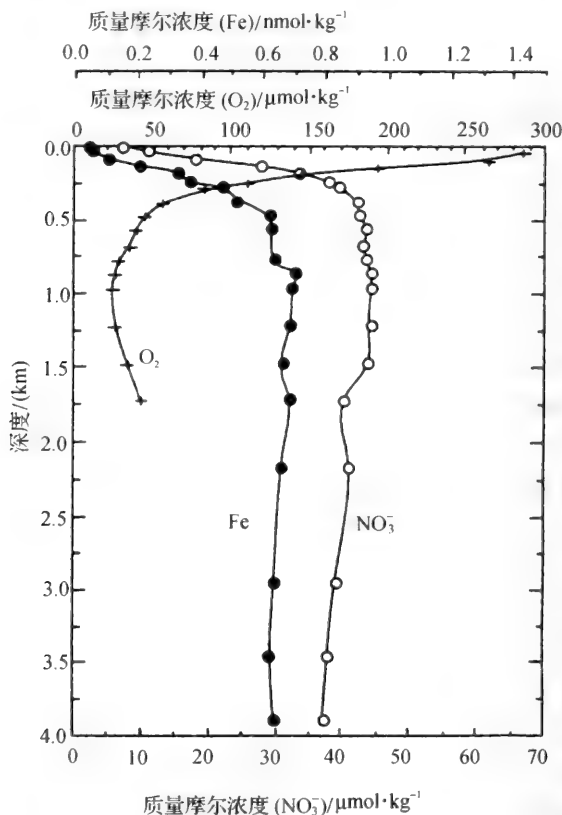


图 7.5 阿拉斯加湾溶解 Fe 的垂直分布(引自 Martin 1989)

0.5 mg/m^3 , 即相当于 $0.02 \sim 10 \text{ nmol/kg}$ 。Fe 的垂直分布表明, 其含量随深度增加而上升, 图 7.5 示阿拉斯加湾(Gulf of Alaska)溶解 Fe 及 O_2 、 NO_3^- 的垂直分布, 该海区表层 200 m 以内的 Fe 含量都低于 0.4 nmol/kg 。

在自然海区, Fe 不像 NO_3^- 、 PO_4^{3-} 那样可以从底层向上层输送, 而是依靠另外的途径补充。在近岸区, Fe 可由陆源补充, 一般不会成为初级生产力的经常性限制因子。在大洋表层, 浮游植物生长繁殖所需要的 Fe 主要依靠大气灰尘(aerosol)沉降到海面来补充, 有些大洋区, 这种补充量是很小的。从海洋整体上看, Fe 含量最低的是南大洋部分海区和赤道的广阔海区, 因为这些海区大气灰尘的沉降量最少。

根据 Martin 等(1990)的研究, 在 Drake Passage 外海表层水 Fe 的含量只有 0.16 nmol/kg 。若按浮游植物细胞的 $\text{C}:\text{Fe} = 100000:1$, $\text{C}:\text{N} = 6.6:1$ 计

算,这些 Fe 只能生产 $16 \mu\text{mol}$ 的浮游植物碳,同时消耗 NO_3^- $2.44 \mu\text{mol}$ 。但是,该海区的 NO_3^- 实际含量达 $24.8 \mu\text{mol/kg}$,理论上计算可提供 $160 \mu\text{mol}$ 浮游植物碳的生产率,也就是说,由于受 Fe 限制,浮游植物只能利用 NO_3^- 现存量的十分之一。即使按浮游植物细胞 C:Fe = 500000:1 计算,上述 Fe 量也只能支持 $80 \mu\text{mol}$ 浮游植物碳的生产,比根据 NO_3^- 计算的少 50%。Martin (1990)指出,赤道附近太平洋和南太平洋中 Fe 是限制性营养元素,如果向这些海区添加一些 Fe,浮游植物数量可能剧增。近年来已尝试人为地向一些缺 Fe 的海区施放铁屑,结果表明,添加 Fe 可大大提高浮游植物的数量。例如,科学家向澳大利亚霍巴特市西南 1930 km 处的南大洋海域施撒 2 t 铁砂。在 1999 年初对该海域进行 13 d 监测中,发现该海区浮游植物数量稳步增加。卫星数据还显示,浮游植物群落持续生长至少 8 个星期,在 150 km 长的海域内,海藻吸收碳 660~3300 t。

四、温 度

一般认为,光照条件很差时,光合作用主要受光反应的影响,只有当光照强度达到光饱和值后,温度本身才显示出对光合作用的明显影响。在这种情况下,光合作用速率随温度的升高而增加,开始时光合作用迅速提高,然后增加得比较缓慢,最后光合作用率迅速下降。在最适温度范围内,光合作用速率是温度的函数,随着水温升高,光合作用率也随之提高。

浮游植物对温度变化有一定的适应性,Steemann-Nielsen 和 Hansen (1959)提出一个假说,即生活在亚最适温(sub-optimal temperature)条件下的藻类,细胞中固定 CO_2 的酶浓度会有所增加。这个假说可以用来说明为什么在光饱和条件下,不管藻类处在最适温度或是亚最适温度下,其光合作用速率几乎一样。后来,用中肋骨条藻(*Skeletonema costatum*)进行实验,结果表明事先适应于不同温度条件的这种硅藻,当温度从 20°C 降到 8°C 时,其光饱和值和光合作用的能力几乎没有变化,而且细胞内叶绿素 a 的含量也并没有大的改变。他们认为,在 8°C 时,光合作用速率的增加是由于细胞内酶浓度增加了(一种适应方式)。后来还发现适应于 7°C 的中肋骨条藻细胞内蛋白质含量(细胞内蛋白质有相当部分是酶物质)比生长在 20°C 时的含量高。Morris 等(1971)进一步证实这个假说,他们用杜氏藻(*Dunaliella tertiolecta*)为材料进行实验,结果发现在低温条件下生长的杜氏藻细胞内二磷酸核糖羧化酶的活性比较高,这种现象可能是对低温条件的一种生理适应。由此可见,温度对藻类光合作用的影响机制是比较复杂的。

在自然海区,相对于光照和营养盐条件的影响,虽然温度提高有助于加速生产速率,但温度似乎不是控制初级生产的主要因素,同样的产量水平在不同纬度的广阔海区都可能找到。但是,由于温度原因而引起海水的层化现象,却会间接地影响初级产量。在热带大洋区(这里几乎没有温度的季节波动),海水出现成层现象,由于温跃层水的密度向上递减,整个水柱呈稳定状态,虽然有海浪和其他力量所造成的垂直运动,主要是影响上部的温暖水层,因而温跃层成为营养物质从深层水进入上面光照层的障碍,表层水中养料耗尽,这是引起生产力较低的原因。但生产力并不因此而降到零,而是维持一种稳定的低水平。在这个水平上,大部分营养物质在透光层内再循环利用,成层水中低的混合速度必然意味着低而稳定的产量。在温带海区,海水温度的季节变化明显,临时性发生的海水上层层化现象对浮游植物的生长繁殖也有影响,但是这种临时发生的层化现象防止藻类细胞下沉到透光层下方的水层,同时又不是营养元素补充的常年性障碍。

五、垂直混合和临界深度

当上层海水的密度比其下层海水密度大时,重力大于浮力,海水因而发生垂直方向上的对流(convection)。风也是海水垂直混合的因素之一,风形成的混合有时可向下延伸至透光层下方。垂直混合对海洋初级生产力的影响一方面可能通过补充上层的营养盐类而提高生产力;另一方面在混合的过程中,也可能把浮游植物细胞带到无光区而不能进行光合作用,因而浮游植物在垂直混和过程中交替地处在不同的水层。当垂直混合的范围仅限于透光层,植物细胞仍能进行充分的光合作用,并超过呼吸作用的消耗,从而出现有机物的积累,表现出有净产量。如果海水混合延伸到更深处时,浮游植物可能大部分时间是生活在补偿深度下方,就没有净产量了,因为它们在光照区的时间短,所合成的有机物就不足以供给长时间处在补偿深度下方的呼吸消耗。根据这种垂直混合效应而提出临界深度的概念,所谓临界深度(the critical depth),是指在这个深度上方整个水柱浮游植物的光合作用总量等于其呼吸消耗的总量,或者说在这个深度之上,平均光强等于补偿光强。临界深度通常大于补偿深度(图 7.6),与补偿深度上方和下方浮游植物的数量比例有关,并取决于垂直混合的深度。

在高纬度海区,由于热量不断从表面散失,对流混合实际上是连续进行的。在温带海区,对流混合在冬季可达到 75~200 m 处,而在春夏季,由于风的作用产生的混合,其深度一般不会超过温跃层的深度,浮游植物很少被带到

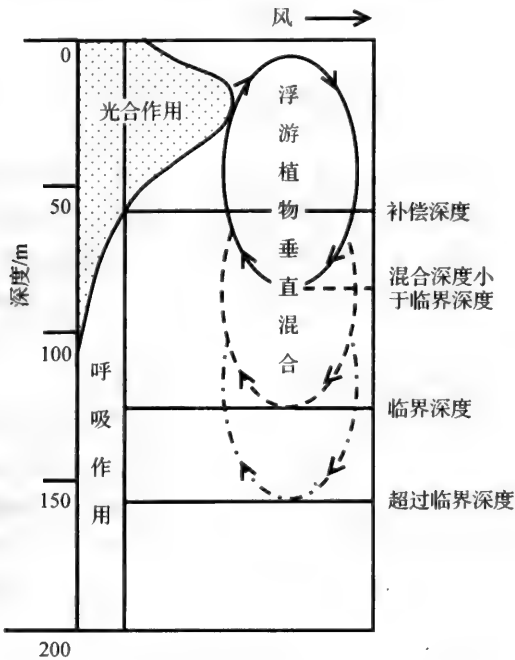


图 7.6 补偿深度与临界深度的关系(引自 Nybakken 1982)

补偿深度下方。在低纬度海区,表层海水稳定度高,没有出现明显的对流混合。这些情况对初级生产的影响我们将在后面讨论。

临界深度可通过以下步骤测定:

根据 $I_D = I_0 e^{-KD}$ 和 $D_C = \frac{\ln I_0 - \ln I_C}{K}$
可得表面至某一深度之间的平均光强 (\bar{I}_D) 为

$$\bar{I}_D = \frac{I_0}{KD} (1 - e^{-KD}) \tag{7.10}$$

式中, D 是计算平均光强所规定的深度,这里即指临界深度,由于临界深度上方的平均光强等于补偿光强,即:

$$\bar{I}_D = I_C$$

所以临界深度 (D_{cr}) 可按式计算:

$$D_{cr} = \frac{I_0}{KI_C} (1 - e^{-KD_{cr}}) \tag{7.11}$$

若 $KD_{cr} \gg 0$, 则上式可简化为

$$D_{cr} = \frac{I_0}{KI_C} \tag{7.12}$$

当 I_0 、 K 、 I_C 数值已知时,就可计算临界深度。

六、牧食作用

食植性动物种群大小取决于该海区的初级生产力水平的高低,但动物种群也影响浮游植物的数量和产量。各种食植性浮游动物的清滤率和摄食量测定表明,当浮游植物密度高的时候,大量的植物细胞被迅速吞食,常常超过动物本身的需要,有一部分被吞食的植物细胞实际上并未很好被消化就从肠管中排出,此即所谓“过剩摄食”(superfluous feeding)。因此,浮游动物的摄食或过剩摄食肯定是一种影响植物生物量和生产力的因素。在中高纬度海区,浮游植物数量有季节波动,其主要原因是气候的季节变化,这种变化影响生物的生产率。但是,我们应注意到有这样的现象:某些海区硅藻的数量在经迅速繁殖期一段时间后,海水中营养盐并未完全耗尽,植物数量(即现存量)却突然下降。无疑,这与浮游动物的数量增长有密切关系,也即浮游动物摄食是引起硅藻现存量下降的原因之一。不过,这种牧食作用的效应在不同海区是有差异的。

在北太平洋(约 50°N)海区,初级生产力从冬季的小于 $50\text{ mgC}/(\text{m}^2\cdot\text{d})$ 增加至 7 月份的 $250\text{ mgC}/(\text{m}^2\cdot\text{d})$,但是浮游植物的生物量却整年没有大的变化,说明上述初级生产力很快地被浮游动物消耗掉(因为后者在这之前已大量繁殖),浮游动物生物量也大大增加,二者匹配得好(所以没有很多浮游植物下沉供底栖动物利用)。在相对稳定的热带海区,浮游植物生物量(因初级生产)的增加部分也可很快地被热带生长快速的浮游动物所消耗,浮游植物和浮游动物生物量一年中也没有大的变化。

在高纬度(如北冰洋),夏季初级生产力高,浮游植物繁盛,但食植性浮游动物数量的增加常比其食物的增加推迟数周(图 7.7),这种藻类和浮游动物之间潜在生长速率的差异,保证了未被消费的藻类可继续进行初级生产一段时间。在北大西洋(也是大约 50°N)海区的情况也类似。春季水华期初级生产力快速提高,叶绿素 a 含量也从 $0.1\text{ mg}/\text{m}^3$ 增加到 $1.0\text{ mg}/\text{m}^3$,但是由于浮游动物没有相应地像初级生产量那样快增长,这种滞后现象的结果是只有一部分初级生产量被消耗掉,浮游植物生物量就有所提高,且有不少下沉到深水区,为底栖动物提供食物来源。

应当指出,藻类和浮游动物之间的营养关系并不是单向的,浮游动物在消耗藻类的同时,通过新陈代谢释出藻类所需的营养物质(还有细菌的作用),从这个意义上说,上述消费者对初级生产力的消耗与对初级生产力的支持同样重要。

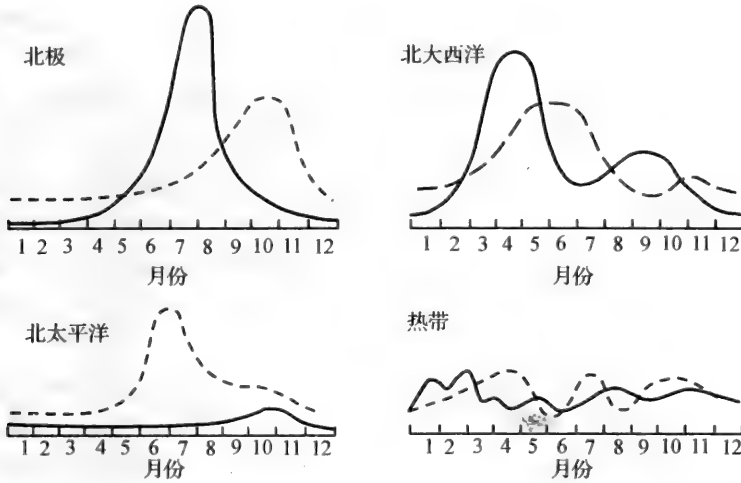


图 7.7 不同海区浮游植物和浮游动物季节模式(引自 Lalli & Parsons 1997)

第三节 海洋初级生产力的分布

一、不同纬度海区初级生产力的季节分布

上一节已经分别讨论了光、营养盐等因素对初级生产力的影响,这里我们将介绍这些因素的综合作用对海洋初级生产力地理分布的效应。

(一) 中纬度海区

中纬度海区初级生产力的季节变化属于双周期型,包括春、秋季两个高峰。

冬季:海洋表层的热量不断散发到大气中,使海水温度逐渐下降,对流混合和风混合扩散到深层,把氮、磷和其他无机营养盐带到表层,到冬季后期,表层无机营养盐为全年最高值。但是,由于水温低,光照条件差(短日照和太阳角度低),透光层很浅,影响浮游植物光合作用,初级生产力为全年最低值。

春季:由于日照增加,表层水温上升,水体开始出现分层现象而趋于稳定,临界深度大于混合深度,而表层海水营养盐类因冬季的对流混合而得到大量补充。于是浮游植物大量繁殖起来,初级生产力很高,同时迅速地消耗营养盐。浮游植物数量(特别是硅藻)达到全年最高峰,浮游动物数量也逐渐增加,

在冬末和早春,很多海洋动物繁殖,所以春季出现大量的卵和幼体。由于浮游动物摄食量增加,浮游植物的数量逐渐从高峰值下降。

夏季:表层水温升高,光照加强,但营养盐在春季被大量消耗后,含量很低,垂直混合的深度很浅,出现季节性温跃层(seasonal thermocline),因此,深层富营养水难以上升。由于浮游动物的摄食和无机营养盐的缺乏,初级生产力减少,硅藻数量也下降。不过,甲藻则可能达到全年的最高峰。在夏季中期,不连续层(大约 15~20 m)的浮游植物的产量和数量都较高,因为这一水层在一定程度上存在由较深混合层所供应的营养盐。浮游动物(主要是终生浮游动物)达到全年最高峰,随后即下降。

秋季:表层水温下降,光照逐渐减弱,季节性温跃层也逐渐消失,对流混合深度增加,从而表层的营养盐重新得到补充,结果,初级生产力回升,硅藻的数量增加。不过,浮游植物的秋季高峰常常小于春季高峰,而且持续时间短。随后由于垂直混合的结果把浮游植物带到临界深度的下方,现存量迅速下降。随后,浮游植物和浮游动物的数量逐渐降到冬季的典型水平,开始进入越冬阶段。

(二) 高纬度海区

高纬度海区初级生产力的年波动呈单周期型,表层水温整年都较低,季节变化不明显,光照条件是影响初级生产的主要因素。一年中只有两个生物学季节,一个是持续时间长的冬季,那时光照微弱或完全没有光照,因而初级生产力很低或实际上完全没有初级生产。随后是一个持续时间较短的夏季高生产期,这时足够的光照可供浮游植物的生长繁殖。这一时期有的可持续 4~5 个月,有的只持续几个星期,但是日照时间长(甚至可能在 24 h 内均有光照),使得浮游植物大量繁殖,足以形成比热带大洋区还要高的平均日产量。由于有丰富的食物,浮游动物数量大增。随后,光照条件变差,初级生产也逐渐下降到零。浮游动物种群也减少到其越冬的数量水平。

(三) 低纬度海区

低纬度海区几乎是连续的夏季条件,表层始终保持高的水温,光照条件也很好。由于存在强大的恒定温跃层(permanent thermocline),表层海水中的营养盐短缺,从而使生产力受到抑制,不过,初级生产可以整年持续进行,而且生产层的深度较中高纬度海区的深,周转率快速。除了少数一些海区外,热带水

域的初级生产力总的来说没有明显的周期波动(图 7.8)。

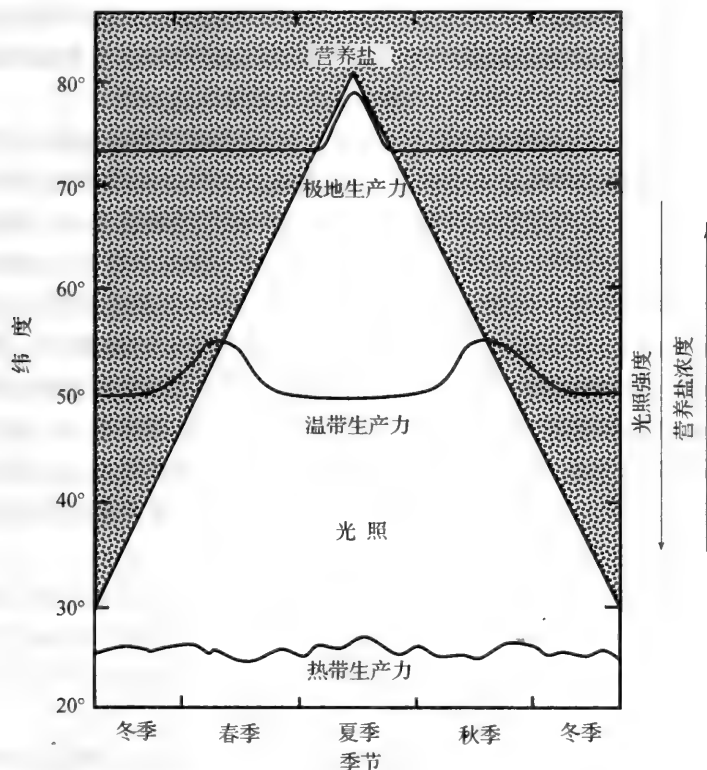


图 7.8 热带、温带海区初级生产力季节变化与光、营养盐关系示意图
(引自 Lalli & Parsons 1997)

二、不同水文特征海域的初级生产力

由于营养盐在透光层下方的积累,表层海水的营养盐能否得到补充就与海区的初级生产力水平有密切关系。因此,海洋中具有不同水文特征(海洋锋、气旋型和反气旋型环流系统等)的海区初级生产力差别很大。

西风漂流在大洋的东部将有一部分沿大陆西岸流向低纬度并最后汇入信风流中。当这些海流逐渐进入大洋东部信风影响区,表层海水受风的作用离岸外流,遂使下层海水向海面涌升,形成上升流(upwelling)并向表层输送营养盐,这类海域的初级生产力很高。海洋中这类辐散大陆锋(divergent continental fronts)主要有太平洋的秘鲁上升流、加利福尼亚上升流以及大西洋的加拿利上升流和本古拉上升流。这些上升流区一年中大部分时间都有富营养水补

充到表层,同时都位于纬度 $10^{\circ} \sim 40^{\circ}$ 之间,通常有充足的太阳辐照,从而使之一年中的大部分时间都有很高的生产力。另外,环绕南极大陆的南极辐散区 (Antarctic divergence) 也是初级生产力高产区,所以那里有丰富的磷虾和桡足类、毛颚类等浮游动物以及哺乳动物鲸、海豹和大量南极企鹅。

在大洋区,由于环流模式的差异,有的海流形成表层海水的辐散或辐聚。例如,由于风海流的作用,北赤道流和赤道逆流之间产生海水辐散,次层水上升形成上升流。北太平洋亚极区存在一个围绕中纬度的低压逆时针旋转的气旋型环流,这里有海水上升,本应是高生产力区,但由于其所处纬度较高 ($>50^{\circ}\text{N}$),冬季光照条件限制,致使这种营养盐补充效应未能充分显示出来。

与此相反的,很多海域存在反气旋型环流,造成海水的辐聚下沉,深层富营养水不能向上补充,造成初级生产力的低下。例如在信风和盛行西风作用下,南北太平洋都存在以副热带为中心的反气旋型环流。还有,在南纬 $57^{\circ} \sim 59^{\circ}$ 海域,亚热带水与南极水在这里辐聚下沉,即南极辐聚带 (Antarctic convergence),表层水向下运动,属于贫瘠的海洋。同样,在赤道逆流和南赤道流的北半球部分之间也产生海水辐聚现象。

在近岸海区,陆架的水下浅滩附近,由于水深突然变浅以及海水流速的改变而引起的湍流 (turbulent),底层水与表层水得以混合,有利于初级生产所需营养物质的补充,从而可能形成有高生产力的陆架坡折锋 (shelf-break fronts)。

通过以上简要讨论可以确定,具有不同水文特征的海域,其初级生产力差异很大 (表 7.2),主要与表层海水的辐散 (上升) 或辐聚 (下沉) 而导致表层营养盐能否得到补充有关。

表 7.2 不同海区年平均初级生产力范围 (引自 Lalli & Parsons 1997)

海 区 类 型	平均年初级生产力 [$\text{gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$]
大陆架上升流区 (如秘鲁海流、本古拉海流)	500~600
大陆坡折 (如欧洲陆架、Grand 浅滩、Patagonia 陆架)	300~500
亚北极区 (如北大西洋、北太平洋)	150~300
反气旋型涡旋区 (如马尾藻海、太平洋亚热带海区)	50~150
北极 (冰覆盖)	<50

三、近岸水域的初级生产力

在邻近大陆的近岸水域,由于受陆地的影响,有其与外海不同的特征。

① 近岸水域的磷酸盐和硝酸盐含量可因大陆径流而得到额外的补充,它

们往往不是初级生产力的限制因子。

② 近岸水较浅,其深度通常比上述补偿深度更浅,因而在任何季节里,浮游植物都不出现“被带到临界深度下方”的情况。只要有充足的光照,即使在冬季也可持续生产。

③ 在近岸区很少出现持久性的温跃层,富营养水不至于被局限在底部。

④ 沿岸水域有大量的陆源碎屑,它们的存在使透光层深度受到限制。

以上因素共同起作用,导致浮游植物的生产周期和总生产量与外海有所不同。例如,温带近岸海区并不出现明显的双周期生产模式,整个夏季都可能有较高的产量,这是因为营养盐不受限制和不存在持久性温跃层的缘故,所以全年平均总产量就比其相应纬度的外海区的产量高得多。但是,由于碎屑吸收大量的光线,生产仅限于最表层(10 m 左右),不像外海那样可达 50 m 或更深的水层。这是限制近岸产量进一步提高的因素。在热带海洋,近岸区与外海的初级生产力差异很大,前者的产量可能高于后者 10 倍,其主要原因是近岸区的营养盐得到充分的补充。

四、全世界海洋初级生产力的估计

(一) 海洋初级生产力总量估计

迄今,对各海区的初级生产力已进行了很多调查,在这些调查的基础上估计世界海洋初级生产力。

Ryther(1969)把世界海洋分大洋区、沿岸区和上升流区三种类型,估计它们的平均产量分别为 50、100 和 300 gC/(m²·a)。他认为全世界海洋最可能的初级产量约为 20×10⁹ tC/a(表 7.3)

表 7.3 世界海洋浮游植物的初级生产力估算(一)(据 Ryther 1969)

海 区	占大洋面积/%	面积/km ²	平均产量/[gC/(m ² ·a)]	总产量/(10 ⁹ tC/a)
大 洋 区	90.0	326.0 × 10 ⁶	50	16.3
沿 岸 区*	9.9	36.0 × 10 ⁶	100	3.6
涌升流区	0.1	3.6 × 10 ⁵	300	0.1
合 计		362.4 × 10 ⁶		20.0

* 包括高生产力的外海。

Koblentz-Mishke 等(1970)根据 7000 个以上测站所得数据,把世界海洋水域分成五种类型。其中,亚热带中部的贫营养水的初级生产力水平仅 70

$\text{mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$,而在沿岸水域可达 $1000 \text{ mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ 。他们估计全世界浮游植物的初级产量为 $23 \times 10^9 \text{ tC/a}$ (表 7.4)。

表 7.4 世界海洋浮游植物的初级生产力估算(二)(据 Koblentz-Mishke et al. 1970)

海域类型	海域面积 $/\text{km}^2$	初级生产力(平均值) $/[\text{mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})]$	年生产量 $/ (10^9 \text{ tC/a})$
亚热带贫营养海域	1.48×10^8	70	3.97
亚热带和亚极区过渡海域	0.82×10^8	140	4.22
赤道辐散区和亚极区海域	0.86×10^8	200	6.31
近海海域	0.38×10^8	340	4.80
沿岸海域	0.10×10^8	1000	3.90
总计	3.64×10^8		23.2

应当指出,70年代以后,一些学者对海洋初级生产力的估计都超过上述 Ryther(1969)和 Koblentz-Mishke 等(1970)的估计值。例如,Platt 等(1975)和 Berger 等(1989)估计为 $30 \times 10^9 \text{ tC/a}$,而 Shushkina(1985)根据 1968~1982 年从 130 个站位获得的资料估计为 $56 \times 10^9 \text{ tC/a}$ 。Lalli 和 Parsons(1997)估计每年海洋浮游植物生产量约为 $37 \times 10^9 \text{ tC}$ (表 7.5)。

表 7.5 海洋浮游植物的初级生产力估算(三)(引自 Lalli & Parsons 1997)

海域类型	大洋区	沿岸区	上升流区
占海洋总面积/ $\%$ *	89	10	1.0
年平均初级生产力 $/[\text{gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})]$	75	300	500
年总初级产量 $/ (10^9 \text{ tC/a})$	24	11	1.8

* 海洋总面积 = $362 \times 10^6 \text{ km}^2$ 。

为什么现在对海洋初级生产力总量估计比过去的高得多。其主要原因有以下两点:

① 很多研究表明,海洋初级生产的产品不仅以颗粒有机碳(POC)的形式存在,还有相当部分(5%~50%左右)是直接以溶解有机碳(DOC)的形式释放到水中,这种光合作用过程中释放的 DOC 被称为 PDOC(Moloney et al. 1991)。目前通用的 ^{14}C 法,只测定初级生产者 POC,而漏掉了 PDOC。这部分 PDOC 可通过自由生活的异养微生物再次转化为 POC(异养微生物二次生产),从而使这部分有机碳可进入较高层次营养级。因此,测定生产力过程中 PDOC 被忽略是海洋初级生产力被低估的主要原因。同时,初级生产力 POC 和 PDOC 的分配(比例)可决定不同传递途径上的能流规模,并影响到初级生

产力的利用效率和生源要素的再循环过程。因此,初级生产的 POC 以及 PDOC 被认为是具有重要生态学意义的初级生产力的“产品结构”(焦念志、王荣 1993)。

② 近几年在海洋中发现的那些非常小的原核和真核超微型自养浮游生物在海洋初级生产中占有极重要的地位,有时候它们对初级生产力的贡献高达 60%。目前,对蓝细菌(Cyanobacteria)的研究表明,它们在光补偿层占叶绿素的 25%~90%。这是初级生产力研究中的一个重要进展。过去把热带反气旋区看作“沙漠”不毛之地,认为那里浮游植物生产力不超过 $0.1\text{gC}/\text{m}^2\cdot\text{d}$ 。但目前这种观点有了改变,特别是这类海区也有数量众多的金枪鱼、箭鱼、鲐鱼、竹刀鱼、竹筴鱼及大量食微生物的种类,这种现象只有在浮游植物产量较高的情况下才能出现。有的学者认为该水域在某些时期的浮游植物生产力可达 $0.5\text{gC}/(\text{m}^2\cdot\text{d})$ 左右,大大地超过了传统的估计数值。

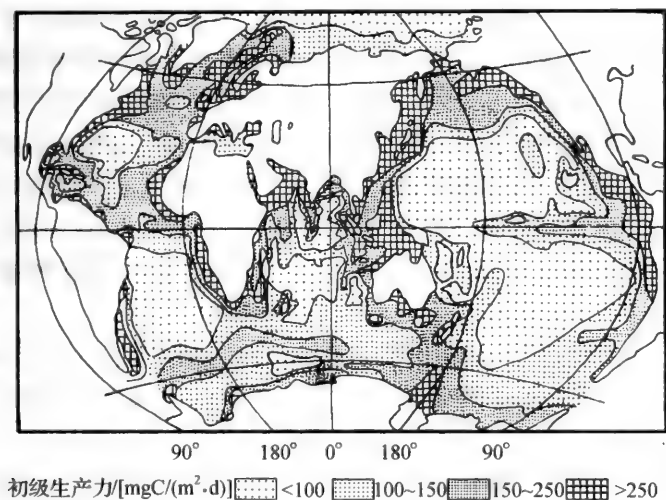


图 7.9 世界海洋初级生产力分布图

(Koblentz-Mishke et al. 1970, 转引自 Parsons et al. 1984)

从图 7.9 可看出,在太平洋,初级生产力较高的水域位于美洲的中、南部沿岸、沿加拿大-美国沿岸、千岛海脊(Kuril Ridge)到日本东部。在大西洋,则是非洲的西南岸和东北岸附近海区。在印度洋即其西北部。在开阔大洋中,生产力较高的海区是赤道上升流区和南极辐散区。例如,在太平洋,赤道上升流区和亚南极区生产力比较高,而位于赤道南北的热带、亚热带涡旋区是太平洋最贫瘠的海区。另据报道,三大洋中印度洋的平均生产力最高,达

80 gC/(m²·a)。其次是大西洋,平均69 gC/(m²·a)。由于太平洋生产力很低的水域面积大大超过大西洋和印度洋,因此太平洋的平均生产力最低,仅46 gC/(m²·a)。

总的估计,海洋初级生产力每年约 40×10^9 tC,与陆地的初级生产力总量相近。陆地高生产力多集中在一些局部地区,如雨林区的初级生产力可高达3500 gC/(m²·a)(约为海洋上升流区的6倍),而沙漠地区则几乎没有初级生产。相反的,海洋所有海区的透光层都可进行初级生产(即使极地冰下也一样),只不过由于光、营养盐类供应条件以及生物学过程的差异而造成各海区初级生产力的差别。

五、海洋大型底栖植物的产量

由于底栖植物类型繁多,生境也各式各样,因此,要较准确估计全球海洋底栖植物的产量也较困难。底栖单细胞藻类的产量可参考水层使用的¹⁴C法、叶绿素a浓度或氧气交换法来测定,大型底栖植物则多以生长量、收获量等来估计产量。据估计,全世界海岸长度约450 800 km,如果底层光照区的平均宽度划定为1~10 km,则面积为 $(0.45 \sim 4.5) \times 10^6$ km²。按理论产量潜力和单位面积接受的平均辐射能计算,全年产量可达 0.65×10^9 t有机碳。多数学者认为,全部海洋底栖植物的平均产量可能占海洋初级总产量的5%~10%。

值得提出的是,那些以固着器(holdfast)附着在硬质底上的大型海藻所形成的海藻床(kelp beds),其产量是很高的。例如,北美太平洋沿岸的巨藻属*Macrocystis*和*Nereocystis*长度可达20~30 m,它们在水面扩展其叶片以获得最大光照,并由于风和浪的作用,海水可以源源不断供给其养料,所以生长非常迅速。在加利福尼亚沿岸,巨藻*Macrocystis pyrifera*每天甚至可生长50 cm。据Mann(1973)报道,这种海藻床的净产量可达800 gC/(m²·a)。印度洋的海藻产量可达2000 gC/(m²·a),相当于陆地上一些热带雨林的产量。海洋中还有一类统称为海草(sea grass)的底栖植物群落,它们是生长在水下的有根开花植物,多数生长在中潮区至水深50~60 m的柔软底质中,以根吸收底质中的营养物质。在北温带主要是海韭菜(*Zostera marina*),而在热带主要是泰莱草(*Thalassia testudinum*),它们的产量可达500~1000 gC/(m²·a)。而在热带的广大海岸潮间区,红树林沼泽的初级产量也是很高的。有关底栖植物的生产力问题将在后面有关藻场等生态系统中继续讨论。

第四节 海洋新生产力

一、新生产力的概念和研究方法

(一) 新生产力的有关概念

“新生产力”一词最早是由 Dugdale 和 Goering(1967)提出来的。他们认为,进入初级生产者细胞内的任何一种元素都可以划分为从透光层之外输入的和在透光层内再循环的两类。其中,N 是构成细胞的主要元素,而且其 N 和 C 含量的比值与 N 和 P 含量的比值也相对较为稳定,因此,用 N 描述初级生产者的生长比用其他元素(如 C、P)更为精确。此外,N 常常是海洋环境中的限制性营养元素,因而建立在 N 源基础上的生产力研究更具实际意义。根据以上观点,他们提出:在真光层中再循环的 N 为再生 N(regeneration nitrogen)或称再循环 N(recycled nitrogen)主要是 NH_4^+ - N,由真光层之外提供的 N 为新 N(new nitrogen)主要是 NO_3^- - N,由再生 N 源支持的那部分初级生产力称为再生生产力(regenerated production),由新 N 源支持的那部分初级生产力称为新生产力(new production)。显然,新生产力和再生生产力之和就是总初级生产力(图 7.10)。

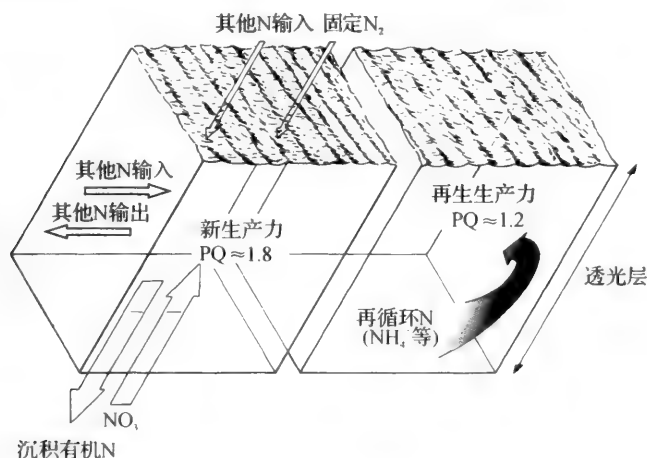


图 7.10 新生产力和再生生产力示意图(引自 Platt et al. 1992)

再生生产力取决于真光层内生物排出的还原态 N,新生产力取决于真光层之外所提供的 N,真光层下方的硝酸 N 是其主要来源。在稳定状态下,硝酸 N 的向上供应和颗粒 N 的向下沉降是平衡的

Eppley 和 Peterson (1979) 明确指出, 新 N 来自: ①上升流或梯度扩散; ②陆源供应(如径流); ③大气沉降或降水; ④ N_2 固定(某些原核浮游植物的固 N 作用)。再生 N 来自真光层中生物的代谢产物(如氨态 N、尿素 N 和氨基酸 N 等)。同时他们利用 ^{15}N 的实验数据(新 N 与再生 N)和以往 ^{14}C 测得的初级生产力数据联系起来, 提出 f 比(f -ratio)的概念(即新生产力与总生产力的比率)

$$f = P_n / P_G \times 100\% \quad (7.13)$$

就可能依据这种定量关系对全球海洋新生产力水平做出大致估计。他们还将新生产力与向底部的碳输出, 即输出生产力(export production)联系起来, 赋予新生产力以生物地球化学方面的含义。此外, 提出颗粒态营养元素下沉出真光层之前的循环次数(r)与 f 比的关系, 即

$$r = (1 - f) / f \quad (7.14)$$

上式表示新生产力占总生产力的比例越大, 这些颗粒态营养物质越易沉降到透光层下方。

Platt 等(1985)在更广泛的意义上定义新生产力为真光层群落净生产力, 即真光层有机物质的积累率和输出率之和, 从而阐明了新生产力与输出生产力的量值关系。通常二者并不总是相等的, 但在季节尺度上, 当真光层生物量

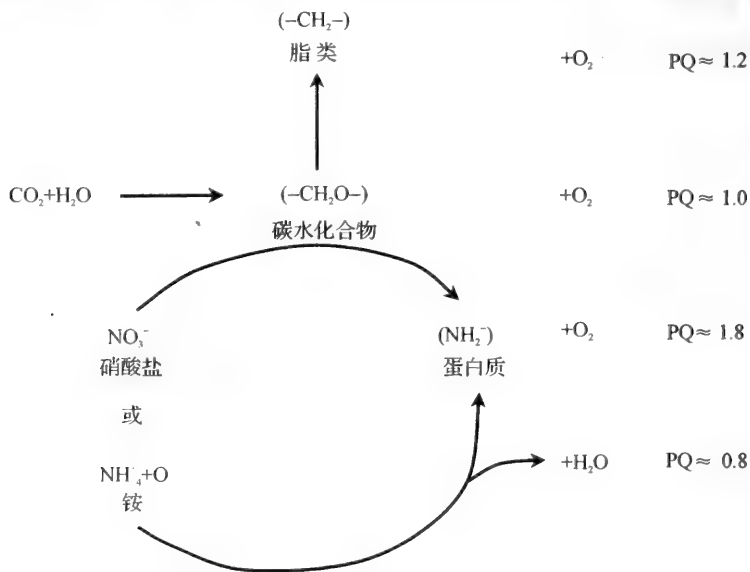


图 7.11 光合化学途径与光合作用商(PQ)的关系(引自 Lalli & Parsons 1997)

变化为零时,这个季节的平均输出生产力等于平均新生产力,在一年或更长时间尺度上,可以认为二者相等的。

光合作用商(photosynthetic quotient, PQ)表示浮游植物光合作用生产的 O_2 量(moles)与被吸收的 CO_2 量(moles)的比值,可用来说明利用不同 N 源的初级生产化学过程的差异(图 7.11)。以再循环 N 为 N 源的初级生产,其 PQ 值(≈ 1.2)比以新 N 源的初级生产的 PQ 值(≈ 1.8)低。

从图 7.11 可以看出,如果光合作用只生成碳水化合物,则 PQ 约为 1,如果是生成类脂化合物,由于它比碳水化合物的还原性水平较高,有多余的 O_2 可释出,所以 PQ 值约为 1.2。当植物吸收新 N(NO_3^-)时,相对于其吸收的 CO_2 来说有更多的 O_2 释出, PQ 值约为 1.8;若植物吸收的是再循环 N(NH_4^+),则 PQ 值仅 1.0 或更低。

(二) 新生产力的研究方法

已报道的新生产力研究方法有十多种,下面仅就其中几种方法作简单的介绍。

1. ^{15}N 法

^{15}N 法是由 Dugdale 等(1967)建立的,该法首先用 ^{15}N [如 $K^{15}NO_3$ 和 $(^{15}NH_4)_2SO_4$] 示踪技术测定初级生产者对新 N 源和再生 N 源的吸收率,以新 N 吸收率与总可利用 N 吸收率求得 f 比,再由 f 比乘以初级生产力即为新生产力。或者只测新 N 吸收率,然后再按照 Redfield 比值求得以碳表示的新生产力。目前已有的新生产力资料绝大部分是用此法测得的。应当说明的是, ^{15}N 法的前提条件是假设真光层内无硝化作用,而且异养吸收可以忽略,但实际上很难满足这个条件。

2. 沉积物捕集器法

这种方法是在真光层底部设置沉积物捕集器,收集沉降下来的颗粒有机物,即测定输出生产力。在时间跨度足够大和平流较小的情况下,其结果可基本反映新生产力。这一方法的优点是可以在较大空间范围上进行,对于大洋区的观测具有重要意义。但该方法易受上升流、环流、涡流等干扰,不宜用于近海。同时,游泳生物的干扰、捕集物的保存等都是容易产生误差的环节。另外,这种方法测不到 DOC,且 POC 的数量也直接与水深有关,所以结果通常

是新生生产力的偏低估计值。

3. $^{234}\text{Th}/^{238}\text{U}$ 不平衡法

^{234}Th 是由 ^{238}U 衰变产生的。由于 ^{234}Th 具有很强的颗粒吸收活性,因而在海水中的实际溶解度比由 ^{238}U 衰变推算出的结果小。当颗粒越多时,它在真光层滞留时间越短。如果 ^{234}Th 吸附的所有颗粒都是本海区所产生的有机颗粒,则可用 ^{234}Th 的滞留时间和颗粒有机物的含量来推算该海区的新生产力。该法不仅测出物质通量,还可测定过程速率。但是,在有机颗粒中途分解时, ^{234}Th 的滞留时间增长就可能影响新生产力估计的准确性。同时,该法也不适用于颗粒来源复杂的海区。

4. 物质通量模型法

物质通量模型是以表-次表层营养盐(N、P)、颗粒有机碳(POC)和溶解有机碳(DOC)等指标为基础来估计新生产力和输出生产力的通量模型。这类方法代表了综合模型的趋势,随着指标测定(如 DOC)的改进和通量模型的优化,这类方法对于新生产力的宏观预测具有潜在价值。

5. f 比推算法

通过代表性海区 f 比与已有的 ^{14}C 初级生产力资料外延推算其他海区新生产力的间接方法。在目前新生产力实测数据尚嫌太少的情况下,这是大致估计大尺度范围上新生产力水平的可行方法。但必须注意,不同海区、不同时间的 f 比变化很大,而在某一地区范围内, f 比也会随时间、深度、环境条件(如 NH_4^+ 和 NO_3^- 含量比例)的不同而变化。

6. 遥感法

遥感法是利用卫星遥感间接测定新生产力的方法。对于某些特定海区,如果通过现场实验(如用 ^{15}N 法)求得有代表性的 f 比,即可通过卫星遥感叶绿素资料与初级生产力的关系实现对新生产力的估计。此外,利用已建立的水团温度与 NO_3^- 含量的关系,可以从遥感水温图象估计 NO_3^- (新 N) 供给量,进而推算新生产力,遥感法的优越性在于可利用卫星遥感资料实现大洋乃至全球尺度上的大致估计。

除了以上几种方法外,海洋新生产力测定还有 $^3\text{He}/^3\text{H}$ 分布模型法、 $^3\text{H}/^{228}\text{Ra}$ 分布模型法、 $^{228}\text{Ra}/\text{NO}_3^-$ 收支平衡法等方法。应当指出,现有的研究新生产力的方法各有优点,也都可能存在明显误差。在实际工作中已注意到

几种方法对所测值的比较和互校,以期提高测值的准确性。例如,Murray 等(1989)运用¹⁵N 示踪、沉积物捕集器和²³⁴Th 滞留时间等几种方法,计算了赤道太平洋的新生产力和 *f* 比值。Buesseler 等(1994)的研究表明,沉积物捕集器未能提供 POC 或 PON 通量的准确记录,而²³⁴Th 的模型计算通量可对捕集器加以校准。

二、海洋新生产力的估计

目前,有关海洋新生产力的现场调查还很少,现有的不同海区新生产力估计值主要是根据原有的初级生产力资料结合 *f* 比值间接计算出来的。根据早期 Eppley 和 Peterson(1979)估计,全球海洋年初级生产力为 19.0~24.0 Gt,平均 *f* 比为 0.18~0.20,因而年新生产力约为 3.4~4.7 Gt。Chavez 和 Barber(1987)和 Berger 等(1989)估计,海洋年总初级生产力约为 30.0 Gt,其中大约 20% (6 Gt)是新生产力。由此可见,他们估计值的差别主要是对总初级生产力的估计不同,而二者提出的 *f* 比却相差不大。另据 Martin 等(1987)的估计,海洋总初级生产力可达 51.0 Gt,*f* 比约为 0.145,因而年新生产力达 7.40 Gt(表 7.6)。

表 7.6 一些有代表性的海区新生产力估计值(引自焦念志、王荣 1993)

海 区	初级生产力		新生产力		<i>f</i> 比	作 者
	[g/(m ² ·a)]	(Gt)	[g/(m ² ·a)]	(Gt)		
近岸区						
东北太平洋	250	9.00	42	1.50	0.17	Martin 等(1987)
东热带太平洋	834	0.15	417	0.08~0.20	0.50	Chavez 等(1987)
大洋区						
太平洋	55	9.14		1.26	0.14	Eppley 等(1979)
大西洋	102	8.56		2.18	0.26	Eppley 等(1979)
印度洋	84	5.96		1.25	0.21	Eppley 等(1979)
上升流区						
东太平洋	420	0.15	85	0.03	0.20	Martin 等(1987)
赤道太平洋	176	1.90	77	0.85~1.90	0.44	Chavez 等(1987)
秘鲁	912		215		0.21	Minas 等(1986)
西非	1277		839		0.64	Minas 等(1986)
南极区						
海区	325				0.45	Eppley 等(1979)
冰缘带	128~153				0.39~0.62	Smith 等(1990)
全球海洋		19.00~24.00		3.40~4.70	0.18~0.20	Eppley 等(1979)
		51.00		7.40	0.145	Martin 等(1987)

从表中可以看出,海洋新生产力的分布特征是沿岸及上升流区高于大洋区,与总初级生产力的类似。Eppley 等(1979)指出,不同海区 f 比差别很大,从贫营养大洋海区的 0.05 到沿岸上升流区的 0.50。

Bienfang 等(1992)根据 Iverson 提出的高纬度沿岸海区和大洋区新 N 产量与年有机 C 产量之间的关系式,结合 Berger 的总结资料,估计了各类大洋区和沿岸区的总生产力和新生产力(将北极和南极区包括在沿岸区内)。结果表明,大洋区和沿岸区有机 C 生产总量相差不多,分别为 13.2×10^9 tC/a 和 13.7×10^9 tC/a;而新生产力却差别很大,大洋区的新生产力是 2.7×10^9 tC/a,沿岸区是 4.7×10^9 tC/a(图 7.12),说明沿岸系统在全球新生产力的贡献中比开阔大洋区重要得多。

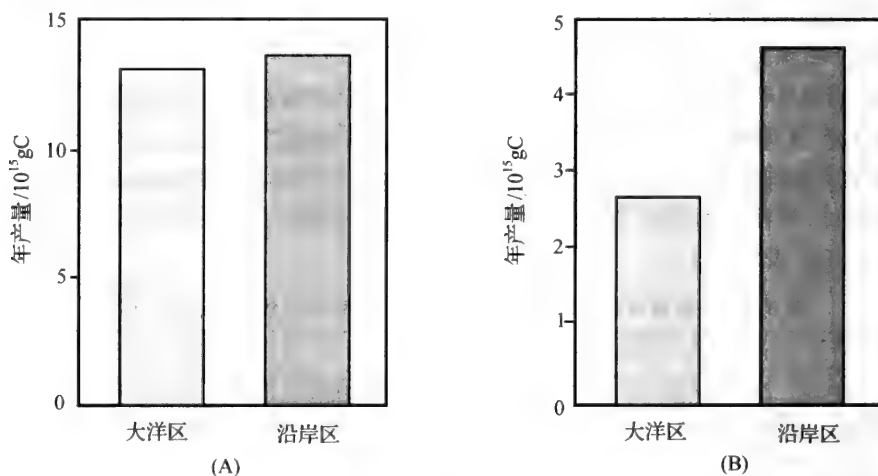


图 7.12 大洋区和沿岸区有机碳生产量比较(引自 Bienfang 1992)

(A)总生产力; (B)新生产力

Berger 等(1989)提出,从单位面积生产力看,典型的大洋区和沿岸区的初级生产力分别是 $30 \text{ gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ 和 $120 \text{ gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$,而且两个系统的有机碳流通过程也有显著的差别。如果大洋区只有 10% 的初级生产量离开真光层成为输出生产力,而在沿岸区这个比值可达 30%,那么沿岸区的输出生产力就可能超过大洋区的 10 倍以上。

我国也已经开始进行新生产力的研究。黄奕普等应用同位素化学方法对南沙群岛真光层颗粒动力学和新生产力进行了系列研究(黄奕普等 1996a, 1996b, 陈敏等 1996a, 1996b, 蔡平和等 2001, Cai Pinghe et al. 2001)。在应用 $^{234}\text{Th}/^{238}\text{U}$ 不平衡法估计南沙海域的新生产力研究中,他们根据 Eppley

(1989)和 Buesseler 等(1992)提出的方法分别计算新生产力并加以比较。前者假设颗粒态²³⁴Th 与 POC 在水层中具有相同的停留时间,后者是以颗粒态²³⁴Th 垂直分布结合²³⁴Th 清除模型计算出从真光层迁出的颗粒态²³⁴Th 通量,并通过确定颗粒物上的 POC/²³⁴Th 比值计算出输出通量。根据上述两种方法估算出南沙海域秋冬两季的输出生产力(即新生产力),分别以 F_c^E 和 F_c^B 表示,介于 2.9~28.7 mmol/(m²·d)及 3.8~32.4 mmol/(m²·d)之间(表 7.7)。从表 7.7 可以看出,两种方法求出的 POC 通量的结果相当一致,表明²³⁴Th 是研究 POC 地球化学循环的良好示踪剂。

表 7.7 南沙海域颗粒有机碳输出通量估算值(引自陈敏等 1996b)

采样时间	站 号	层 次/m	输出生产力/[mmol/(m ² ·d)]	
			F_c^E	F_c^B
1993. 12	59	0~30	11.9	4.3
		30~70	16.9	12.9
	75	0~30	2.9	2.3
		30~70	19.7	19.3
1994. 9	102	0~50	1.5	2.1
		50~100	2.9	4.1
	71	0~50	1.0	1.2
		50~100	3.7	3.8
	26	0~50	10.9	8.2
		50~120	28.7	32.4

焦念志、王荣(1993)应用¹⁵N 示踪法研究我国胶州湾浮游生物群落对铵态氮(NH₄⁺-N)和硝态氮(NO₃⁻-N)的吸收动力学及其粒级特征,焦念志等(1998)报道东海春季的新生产力,为我国应用¹⁵N 示踪法研究新生产力奠定了基础。

三、新生产力与营养盐供应特征的关系

根据定义,支持新生产力的无机硝酸盐是由真光层之外提供的,包括来源于真光层下方(大洋区通常的情况)或是由陆源输入(沿岸区通常的情况),而再生生产力则取决于真光层内的营养盐再循环。因此,新生产力在总生产力中的比例就与真光层无机营养的外来输入通量密切相关。在沿岸海区,由大

陆补充的营养盐较多,新生产力就相应地较高;同样,在上升流海区,硝酸盐可从真光层下方大量向上补充,其新生产力也比较高。而在远离大陆的贫营养大洋区,由真光层下方向上的无机营养盐(NO_3^-)输入量通常很小,新生产力就较低。

Dugdale 和 Wilkerson(1992)将海洋新生产力(f 比)和海区营养盐浓度结合起来,划分出三种不同类型的海区(表 7.8):

① 新生产力水平高的富营养化水域,这是以沿岸、上升流区为代表的一类海域,其表层 NO_3^- 含量丰富,以颗粒有机氮(PON)为指标的生物量很高,相应的其单位 PON 对 NO_3^- 的相对吸收速率(specific nitrate uptake rate, $V_{\text{NO}_3^-}$)和以 NO_3^- 吸收为指标的新生产力($\rho_{\text{NO}_3^-}$)都很高, f 比值大。

② 新生产力水平低的贫营养水域,这是以贫营养海区为代表的一类海域,其表层 NO_3^- 浓度很低,生物量(PON)低,相应的 $V_{\text{NO}_3^-}$ 和 $\rho_{\text{NO}_3^-}$ 也很低, f 比值小。

③ 新生产力水平低的富营养水域(也即硝酸盐含量高而叶绿素浓度低的海域,简称为“HNLC”海域),包括部分南大洋、赤道太平洋区和东北太平洋中亚北极区,其表层 NO_3^- 含量几乎与上述沿岸上升流区的相当,但是其新生产力水平和 f 比等均比沿岸上升流区低得多,只略高于贫营养水域,这与该海域缺 Fe 有关。

表 7.8 某些代表性海区表层硝酸盐最大值和氮的平均吸收速率

(引自 Dugdale & Wilkerson 1992)

海 区	NO_3^- 含量 / $(\mu\text{mol/L})$	$V_{\text{NO}_3^-}$ / d^{-1}	$\rho_{\text{NO}_3^-}$ / $[\text{nmol}/(\text{L}\cdot\text{d})]$	f /%
1. 富营养海区				
秘鲁, 15°S	26.68	0.840	4200.0	82
西北非(Cap Blanc)	12.00	0.230	400.0	70
2. 贫营养海区				
地中海	0.05	0.035	7.0	21
马尾藻海	未检出	0.022	2.0	4
湾流区	未检出	0.006	0.6	3
3. 富营养海区				
南极海	31.00	0.031	32.1	37
赤道太平洋 ($1^\circ\text{N}\sim 1^\circ\text{S}, 150^\circ\text{W}$)	7.00	0.027	19.2	36
东北太平洋(Station P.)	17.00	0.056	84.2	48

从上表可以看出,影响新生产力的因素与影响初级生产力的因素是一致

的。对于典型的富营养和贫营养水域,决定新生产力水平的主要因素是真光层 NO_3^- 的含量,而在某些营养盐供应充足而新生产力水平低的海区,则应考虑 Fe 的供应状况。

真光层营养盐的来源、供应特征与各海区的理化、水文因素等特征有关。Bienfang 等(1992)对影响输出生产力的因素及其特征作了归纳(表 7.9)。

表 7.9 海洋输出生产力的水平与生态系统的特征(引自 Bienfang et al. 1992)

	输出生产力	
	低	高
自然因素		
水深	深	浅
真光层深度	深	浅
陆地距离	远	近
状态参数		
温度	高	低
营养盐浓度	低	高
光照条件	恒定	变化
物理因素		
风混合	适度	剧烈
海流	慢	快
分层	恒定	周期性
食物网结构		
浮游植物	小个体	大个体
浮游动物	终生	季节性
复杂性	长的食物网	短的食物链
匹配程度	紧密	疏松
生态对策型	K 型	r 型

四、新生产力水平与浮游生物的粒径组成 及营养循环特征的关系

新生产力水平高低还与各海区自养生物与异养生物之间是否处于平衡状态有关。当二者处于动态平衡时,表示碳和氮能从一个营养级有效地传递到另一个营养级,自养生物固定的碳可被真光层内(或稍下方)的异养生物迅速消耗掉。在这种情况下,真光层内的营养再循环是主要过程。相反的,如果真光层的营养补充是季节性的,可能导致自养生物快速生长后,其产量却不能有效地被异养者种群所消耗,从而沉降到真光层下方,增加输出生产力的比例。

应当指出,上述不同的营养循环特征与自养生物及其消费者的粒径组成密切相关,同时也与海区的理化、水文条件密切相关(参见表 7.9)。

在贫营养的大洋区,真光层下方向上传输的无机营养盐数量很少,与此相应的,浮游生物组合多为个体微小、下沉缓慢的种群。例如,在亚热带大洋区的浮游生物中,超微型浮游生物($< 5 \mu\text{m}$)和微型浮游生物($< 20 \mu\text{m}$)二者占叶绿素现存量的 80%、98%,而网采浮游生物($> 20 \mu\text{m}$)的仅占 2%(图 7.13)。因此,在亚热带大洋区,绝大部分浮游生物的生物量是由小于 $5 \mu\text{m}$ 的微小鞭毛藻和颗石藻组成(Takahashi et al. 1983)。这种微小浮游生物占优势的大洋系统,大多数自养者完整细胞的沉降速率实际上是接近于零。与此相应的是,食植者产生的粪团也是很小的无定形颗粒,其沉降速度也是很小的。还有,在上述浮游生物组合中,非硅藻类的种类占优势,食植者产生的粪团的硅含量也很少,这是降低沉降速度的另一个原因。以上这些特征是那些较温暖、分层性较强的贫营养生态系统的一般特征。亚热带大洋区微细颗粒的现场分析表明,这些颗粒的沉降量仅相当于光合作用碳生产量的 7%。相反的,富营养海区浮游植物常以硅藻类为主,浮游植物和浮游动物粪团的粒径

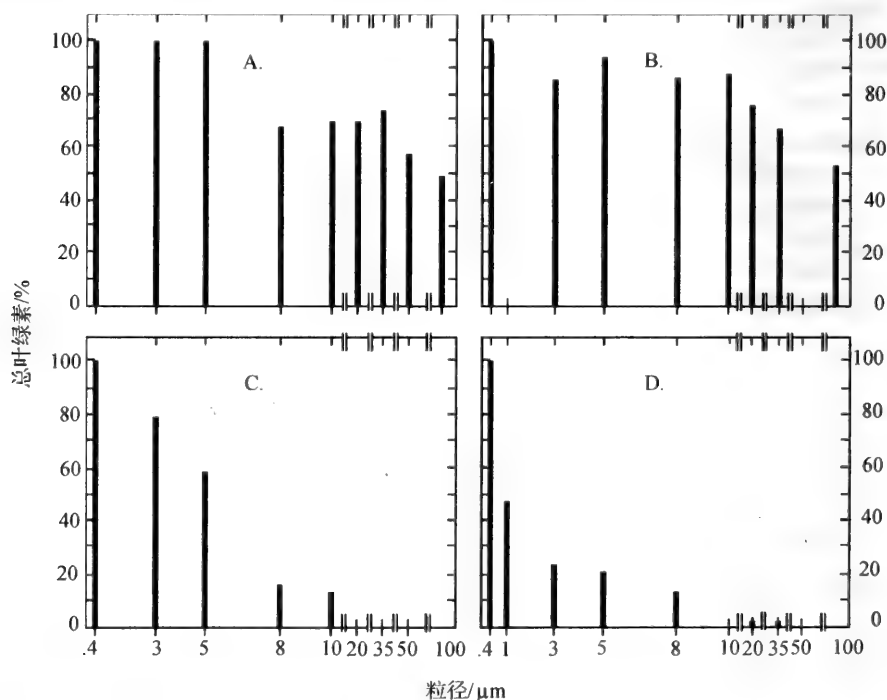


图 7.13 不同海洋生态系统中的叶绿素含量的粒径分布(引自 Bienfang 1992)

A. 温带春季 B. 亚北极区春季 C. 亚北极区夏季 D. 亚热带全年

也较大,下沉速度较快。

在高纬度沿岸系统的调查结果表明,春季水华期间自养生物产量未能被异养消费者充分消耗(组成的不匹配)是输出生产力高的主要原因。由于异养消费者的越冬种群一般个体还是很小的,不可能很快繁殖来消耗春季浮游植物快速繁殖所固定的碳。这样,由于有丰富的营养盐、充足的光照、稳定的水体和很低的捕食压力等因素的综合结果,导致在营养盐耗尽之前海区已经有大量的浮游植物。到营养盐耗尽时,藻类很快地沉降到真光层下方。通过藻类这种“突发和衰败”过程,新营养盐快速转化为有机物质,而这些有机物质在被消耗之前就沉降离开真光层。

在阿拉斯加的 Auke 湾,春季水华生产的有机碳主要是由 $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 所支持的新生产力,大部分产量通过沉降转移到下方。在 1986 年春,新生产力的比例可达到占总初级生产力的 62% 的比例。在这些新生产力中,有 77% 以完整的植物细胞、粪团和碎屑颗粒的形式通过沉降过程离开真光层。

最后,由于水体混合程度和光照条件等因素的年际变化,春季水华浮游植物的组合会有变化(Ziemann et al. 1990),或以大型硅藻(如 *Thalassiosira*)占优势,或较小型的硅藻(如 *Skeletonema*、*Chaetoceros*)占优势。它们的沉降速度当然是不同的,但是,这类海区的生产量和沉降作用之间的关系却变化不大(即占总生产量的 40% 左右)。Bienfang 等(1992)认为,这种情况表明在大型细胞占优势的年份,由完整细胞下沉的部分较多,而由于摄食的损失则较少;在摄食的损失较多的年份,则完整细胞的下沉就很少,而浮游动物粪团沉降较多。这种相互关系使得不同年份间的生产和沉降比例保持相对恒定。

应当指出,有关影响新生产力的因素及过程,包括不同 N 源的相互作用,水华(bloom)过程中新生产力的变化,环境因素(温、盐、流等)对生产过程的影响,新 DOC 与新生产力的关系,等等,都还有待今后进一步深入调查研究。

五、新生产力的研究意义

海洋新生产力的研究具有极为重要的理论意义和实际意义,主要表现在以下三方面:

1. 新生产力研究有助于从更深层次阐明海洋生态系统的结构、功能

新生产力的概念将海洋初级生产力划分为再生生产力和新生产力两部分,前者主要反映真光层营养物质循环的效率,后者则主要反映从真光层之外的营养物质补充的比例。而不同海区的 f 比的差异是与其理化水文环境、初

级生产者、消费者的组成(特别是粒径组成)、食物网的结构等特征以及能量的转移效率等特点有关,也就是说,新生产力与再生生产力的比例不同是各个生态系统的结构、功能及其运转过程特征的表现(这一点我们已在前面讨论了)。因此,新生产力的研究促使对海洋水层生态系统(pelagic ecosystem)物质转移、能量传递、营养元素再循环等的理论研究进入一个更深的层次。

2. 新生产力的研究对阐明全球碳循环过程有重要意义

人类活动(主要是矿物燃料的燃烧)造成大量 CO_2 进入大气,所谓“温室效应”就是大气中 CO_2 等温室气体含量增大导致全球气温上升的现象(大气中的水气量、云量以及颗粒物的作用与 CO_2 相反)。海洋是地球上最大的碳库之一,海洋中碳的生物地球化学过程在全球碳循环中起重要作用。新生产力的水平是反映海洋真光层净吸收 CO_2 的能力,新生产力高的海区对大气 CO_2 的净吸收就多,也即气-海界面碳的净通量在很大程度上就是由新生产力决定的。因此研究新生产力的规模、时空变化和制约机制,就可能对全球变化中海洋对大气 CO_2 含量的调节能力作出估计和预测。关于海洋调节大气 CO_2 含量的功能将在第九章第四节进一步讨论。

新近的研究还表明,新生产力与厄尔尼诺现象密切相关。在厄尔尼诺条件下和厄尔尼诺现象过后,POC 输出通量(稳定条件下即为新生产力)和初级生产力的比值有显著差别,表明新生产力及 f 比与厄尔尼诺现象可能有密切关系,值得今后进一步深入研究。

3. 新生产力是海洋渔业持续产量的基础

由于新生产力是总生产力中维持真光层生物群落平衡的基础上向真光层之外输出的生产力,也是估计物质和能量向系统外净输出量的依据。这部分净输出量并不影响群落原有的平衡状态,相反的却是维持群落原有生态平衡状态所必须的。因此,输出生产力(也即新生产力)高的沿岸区,浮游植物生物量最高,同时有最大的底栖生物种群和最大的生物量迁移(底栖鱼类);同样的,在沿岸上升流区可供人类捕捞的经济鱼类的产量也很高(图 7.14)。由此可见,新生产力对生物群落的净生产力以及对生物资源潜力的评估和持续利用有重要的实际意义。

由于新生产力在海洋生态系统的结构与功能、全球 CO_2 循环等研究中的重要意义,引起各国海洋科学家的高度重视,先后开展了大量的调查研究工作,在“全球通量联合研究”(JGOFS)和“全球海洋真光层研究”(GOEFS)等国际合作研究中,新生产力都被列为重点研究项目。

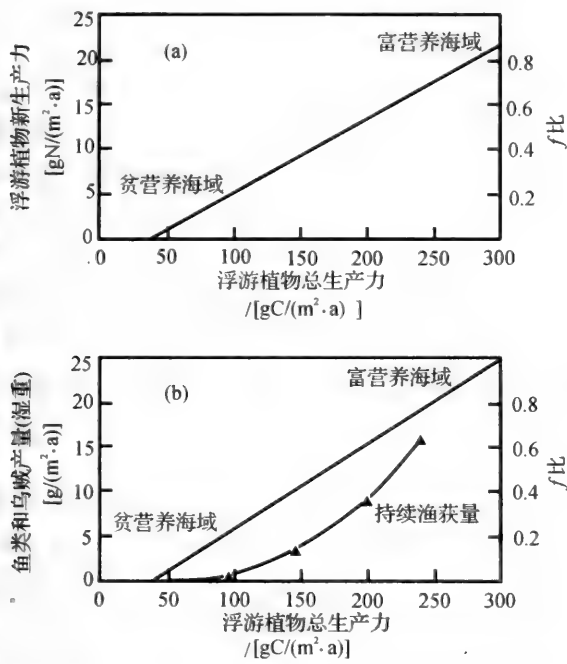


图 7.14 总初级生产力、新生产力与 f 比值以及渔业持续产量的关系
(引自 Lalli & Parsons 1997)
▲连线示新生产力形成的鱼产量

本章提要

1. 生物生产力包括初级生产力、次级生产力、群落净生产力以及现存量、周转率与生产力之间的关系等基本概念。海洋的初级生产者主要是单细胞浮游植物,在沿岸透光区还有底栖单细胞植物、大型海藻和海草。此外,某些化学合成细菌能利用无机化合物的氧化获得能量合成有机物质。绿色植物的初级生产过程是由一系列复杂的相关联的化学反应组成的,其中光反应是叶绿素和其他辅助色素吸收光能转变为化学能的过程,暗反应将二氧化碳还原成碳水化合物。

2. 影响海洋初级生产力的因素主要是光照条件和营养盐含量以及与之相关的其他水文条件。光是初级生产的基本条件,根据光合作用速率与光强

的关系,很多海区(特别是热带海区)最表层的光强对初级生产有抑制作用,最大初级生产力水平的水层在表层稍下方。在某一深度,一天中光合作用量与植物的呼吸作用量相等时,这个深度就是补偿深度,补偿深度上方的水层才有净生产。对于高纬度海区而言,光是影响其生产力季节分布的最重要因素。

3. 植物在光合作用过程中吸收无机营养盐(主要是硝酸盐和磷酸盐)。由于这些营养物质在海洋表层因光合作用而消耗以及它们多在透光层下方矿化再生,因此很多海区表层的营养盐含量成为初级生产的限制因子。浮游植物对营养盐的吸收可用酶动力学的米氏方程来描述,吸收半饱和常数(K_s)的量值大小是衡量不同植物种群竞争限制性营养盐能力的一个重要指标。铁也是植物所需要的一种微量元素,是有些缺铁海区(如赤道附近太平洋和南大洋部分海区)的一个限制因子。向缺铁海区进行人为加铁的实验,证明可使初级生产力提高。

4. 深层富营养水能否上升到表层与海水温度的垂直分布有关,因而温度间接地影响初级生产力及其时空分布。热带海区由于高温,海水表层存在恒定的温跃层阻碍深层水上升,限制了初级生产水平,但其光照、温度稳定,生产力的季节波动不明显。温带海区表层温跃层是季节性的,对夏季初级生产力有较大的影响;冬季海水的垂直混合足以破坏临时性温跃层,深层富营养水可以补充到表层。不过,垂直混合也可能使浮游植物更长时间停留在无光层,影响光合作用和初级生产力。温带海区初级生产力呈双峰型的季节分布特征。

5. 大洋表层的气旋型环流使一些海区的海水产生辐散以及环流沿大陆边缘形成的辐散大陆锋都使较深层的富营养水补充到相应海区(上升流区)的表层(如太平洋的秘鲁海流、加利福尼亚海流以及大西洋的加拿利海流和本古拉海流等),都形成初级生产力的高产区。此外,风生或地形引起的很多沿岸上升流也是高生产力海区。相反,大部分大洋区生产力水平都很低,特别是那些反气旋型环流形成的海水辐聚带(如马尾藻海)生产力更低。

6. 世界海洋每年初级生产力总量估计约为 $35 \times 10^9 \sim 40 \times 10^9$ tC,比过去的估计值高出很多,这是因为浮游植物光合作用产物大量以溶解有机物(DOC)释入海水中,这部分产量被以前的调查方法忽略了。但是,DOC可通过细菌的吸收转化为有生命颗粒再进入食物链,因此它是初级生产力的重要组成部分。另外,那些微微型蓝细菌浮游生物是构成某些海区生产力的重要组成部分。从大的范围看,上升流区初级生产力最高,沿岸浅海区次之,大洋区生产力最低。大洋区面积很大,所以总生产量比前两类海区之和还高得多。海洋底栖植物生产力估计约占总初级生产力的5%~10%。

7. 海洋初级生产力可分为再生生产力和新生产力两部分,前者是由透光

层内再生的 N(主要是 NH_4^+) 支持的那部分生产力,后者是透光层之外(如上升流)提供的 N(主要是 NO_3^-) 支持的那部分生产力。新生产力与总初级生产力之比称为“ f 比”。从群落的相对稳定性这个观点看,可以认为在一个较长的时间周期(如 1 a)中,新生产力与输出生产力或群落净生产力的概念是一致的。植物的光合作用商(PQ 值)因吸收的 N 源不同而有差异,新生产力因吸收的是 $\text{NO}_3^- - \text{N}$, 所以其 PQ 值(≈ 1.8)比再生生产力中的 PQ 值(≈ 1.2)高。

8. 从有限的一些研究结果粗略估计,全球海洋新生产力平均约占其总生产力的 15%~20%(即 f 比平均为 0.15~0.20),每年的新生产力总量约为 $6.0 \times 10^9 \sim 8.0 \times 10^9$ tC。新生产力的分布特征与总生产力的类似,沿岸区高于大洋区,而且它们的 f 比差别也有类似趋势,从高生产力区沿岸、上升流的 0.4~0.5 至大洋区的 0.05 左右,两者结合起来看,高生产力区的单位面积新生产力可能比大洋区的高 10 倍以上。

9. 影响新生产力的因素与影响初级生产力的因素是一致的。不同海区的理化、水文特征决定了透光层外来营养盐的补充特点,从而决定了新生产力的水平。同时,理化、水文特征和透光层营养盐供应特点又决定了水层生物群落的种类结构(如个体大小)和功能(如食物链长度、营养盐在透光层的再生等)的差别,从而将环境水文条件、新生产力水平与该生态系统的群落结构、功能特征有机地联系起来。贫营养大洋区和沿岸上升流区的新生产力差异反映了上述相关联要素的差异,阐明了不同海区新生产力水平高低的根本原因。新生产力研究从更深层次阐明水层生态系统中群落结构、功能差异的机制。

10. 海洋是地球上最大的碳库,海洋中碳的生物地球化学循环对全球的碳循环起重要作用。海水与大气界面的 CO_2 含量处于平衡状态而新生产力的水平反映了海洋透光层净吸收大气 CO_2 的能力,凡是新生产力高的海区,海水吸收大气 CO_2 的量越多。因此,可以通过新生产力的水平及其时空分布来估计海洋对缓解全球温室效应的能力。

11. 新生产力是在总生产力维持透光层生物群落平衡的基础上向透光层之外输出的生产力,也是估计物质和能量向系统外净输出的依据。因此,新生产力是估计海洋水层渔业持续产量的基础,新生产力高的上升流区和沿岸区可供人类捕捞的经济鱼类的产量也高。

12. 概念与术语:初级生产力(primary productivity),次级生产力(secondary productivity),群落净生产力(net community productivity),现存量(standing crop),生物量(biomass),周转率(turnover rate),周转时间(turnover time),光合作用(photosynthesis),光反应(light reaction),暗反应(dark reac-

tion), 化学合成作用(chemosynthesis), 现场法(in situ method), 模拟现场法(the simulated in situ method), 同化指数(assimilation index), 同化系数(coefficient of assimilation), 光呼吸作用(photorespiration), 补偿深度(the compensation depth), 补偿光强(the compensation light intensity), 吸收半饱和常数(a half-saturation constant for nutrient uptake), 临界深度(the critical depth), 过剩摄食(superfluous feeding), 季节性温跃层(seasonal thermocline), 恒定温跃层(permanent thermocline), 上升流(upwelling), 辐散大陆锋(divergent continental fronts), 南极辐散区(Antarctic Divergence), 南极辐聚带(Antarctic Convergence), 湍流(turbulent), 再生 N(regeneration nitrogen), 再循环 N(recycled nitrogen), 新 N(new nitrogen), 再生生产力(regenerated production), 新生产力(new production), f 比(f -ratio), 输出生产力(export production), 光合作用商(photosynthetic quotient)。

思 考 题

1. 举例说明生产力与现存量、周转率之间是相互有联系, 但却是完全不同的概念。
2. 简要说明光合作用中光反应、暗反应的基本化学反应及其作用。
3. 说明 ^{14}C 法测定初级生产力的原理, 为什么说 ^{14}C 法的测定结果比实际生产力低?
4. 试分析光合作用与光强之间的关系, 说明中纬度海区晴天初级生产力的垂直分布特点。
5. 浮游植物对限制性营养盐的吸收速率 v 和介质营养盐浓度 S 的关系可用下式表示: $v = V_m \cdot S / (K_s + S)$ 式中, V_m 为最大吸收速率; K_s 为吸收半饱和和常数(1/2 最大吸收速率时的介质浓度)。根据上式如何设计实验和怎样取得 V_m 和 K_s 的数值?
6. 铁是哪些海区浮游植物生长繁殖的限制性元素? 说明海洋中铁的主要来源, 它在海洋透光层中的供应特点与 N、P 营养盐有什么差别?
7. 分析不同纬度海区初级生产力的季节分布特征及其原因。哪些辐散大陆锋形成著名高生产力区?
8. 为什么现在对海洋初级生产力的估计值会大大超过几十年前 Ryther 等人的估计?
9. 什么叫新生产力和 f 比值? 新生产力的光合作用商为什么比再生生

产力的高?

10. 如果典型大洋区和沿岸区初级生产力分别是 $70 \text{ gC} / (\text{m}^2 \cdot \text{a})$ 和 $300 \text{ gC} / (\text{m}^2 \cdot \text{a})$, f 比值分别是 0.1 和 0.5, 则它们的新生产力相差多少倍?

11. 新生产力高和低的的不同海区, 其理化、水文和生物结构各有哪些相关联的特征?

12. 为什么说海洋新生产力水平与海洋净吸收大气 CO_2 的数量有直接关系?

13. 为什么说某海区的新生产力可作为估计该海区可持续渔获量的依据?

第八章 海洋生态系统的能流 及次级生产力

学习目的:学习本章要求较全面掌握海洋生态系统能流的基本过程、食物链、营养级和生态效率等基本概念以及海洋食物网特点和有关简化食物网、同资源种团、粒径谱和生物量谱、微生物环的组成、结构及其在生态系统能流、物流中的作用等能流研究新进展的有关知识,同时了解海洋生态系统能流和动物种群次级产量的一些基本分析方法。

第一节 海洋食物链、营养级和生态效率

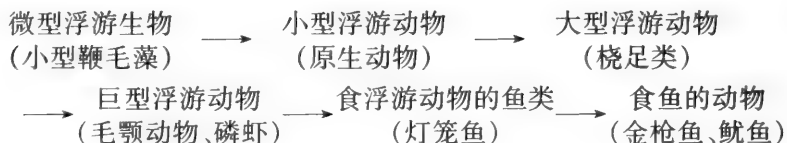
一、海洋牧食食物链与碎屑食物链

食物链是生态系统中初级生产者吸收的太阳能通过有序的食物关系而逐渐传递的线状组合。牧食食物链和碎屑食物链是其两种基本类型。

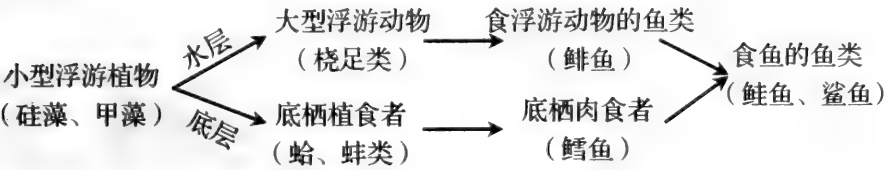
(一) 牧食食物链

以活植物体为起点的食物链。海洋水层牧食食物链有三种基本类型:大洋食物链、沿岸(大陆架)食物链和上升流区食物链(Ryther 1969)。

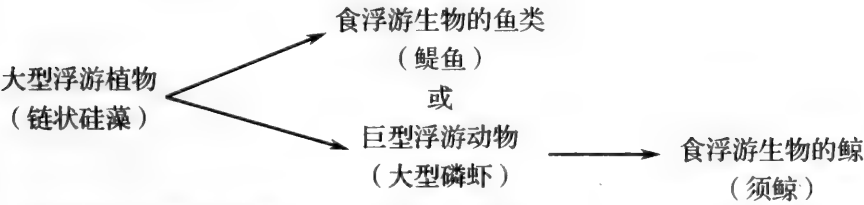
1. 大洋食物链(6个营养级)



2. 沿岸、大陆架食物链(4个营养级)



3. 上升流区食物链(3个营养级)



由此可见,海洋食物链所包含的环节数与初级生产者的粒径大小呈相反的关系,大洋区主要的浮游植物是极微细的种类,其食物链营养级最多(有6个环节),而上升流区主要是大型的浮游植物,其食物链平均只有3个营养级。

关于上升流区的营养层次问题存在一些争论。Ryther(1969)提出,上升流区鱼类的高产是由于食物链缩短了的原因,Longhurst(1971)支持了Ryther的观点,认为上升流区像沙丁鱼一类的鱼基本上是食植性的,因而从捕食性食物链中取消了一个环节。但是后来一些学者通过调查研究的资料分析,认为上升流区像沙丁鱼一类的鱼类虽然在幼体阶段可能完全依靠藻类为生,但它们的成体可能主要摄食桡足类和浮游性幼虫,而较大的硅藻和甲藻是在摄食行为中被无意吞下的。王军、丘书院(1991)研究我国台湾浅滩南部上升流区金色小沙丁鱼的食性,结果表明,它们并非食植性鱼类,而是以小型浮游甲壳动物为主要摄食对象。从解剖学来看,金色小沙丁鱼既没有像油鲱、斑鲹那样能碾碎硅藻的特殊砂囊,也没有相应的用于消化吸收藻类的很长的消化管。他们认为,既然台湾浅滩上升流区的金色小沙丁鱼是摄食浮游动物的,那么这个上升流区的食物链就不会因鲱科鱼类的存在而缩短,或者说,该海域沙丁鱼是处于第三营养级的位置。

(二) 碎屑食物链

以碎屑为起点的食物链。例如,佐治亚州盐沼河口湾的碎屑食物链:

碎屑(浮游植物及水底大型植物、其中有原生动物和细菌等)→ 碎屑取食者(如线虫、多毛类、腹足类、小螃蟹、虾类和小鱼)→ 小型食肉动物(鲤科小鱼)→ 大型食肉动物(游钓鱼类)。

图 8.1 为红树林区的碎屑食物链示意图。

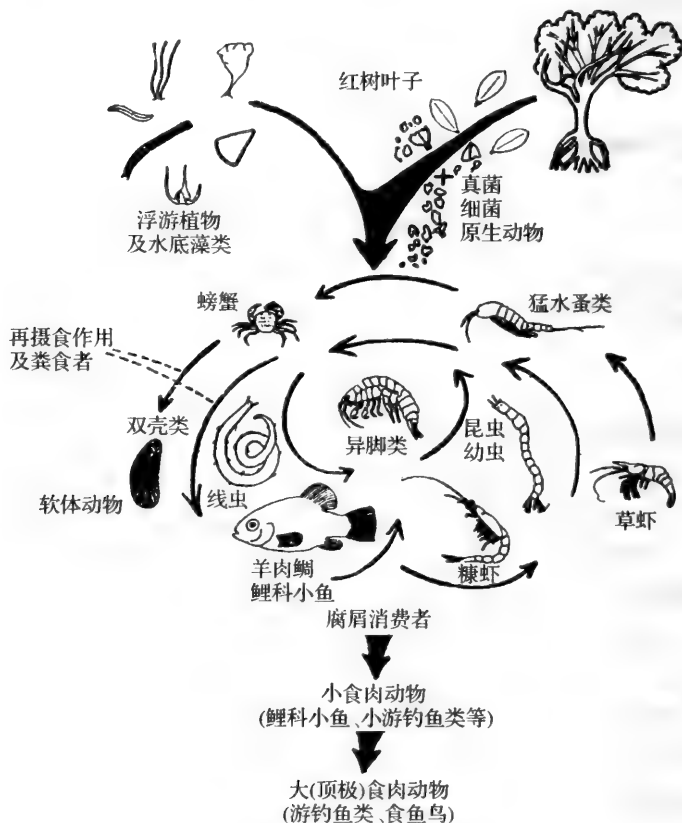


图 8.1 以红树叶子为基础的食物链图解模型(引自 Odum 1971)

海洋牧食食物链与碎屑食物链同时存在,在牧食食物链的每一个环节都有一定新陈代谢产物进到碎屑食物链中,从而把两种食物链联系起来

碎屑食物链在海洋生态系统的物质循环和能量流动中的作用比陆地上的重要得多,而且碎屑的存在可加强生态系统的多样性与稳定性,因为不同来源和成分的碎屑,其分解率差别很大,分解过程中间产物的形式也多种多样(溶解有机质、粒状有机质、细菌、真菌、原生动物等),因而各种不同大小的碎屑不仅对不同消费者的能量供应比较稳定,并且有助于扩大种的多样性(如大洋深

处的底栖生物群落)。碎屑的另一个重要功能是对近岸和外海、大洋表层和底层的能量流(和物质流)起联结作用。另一方面,在中纬度海区夏季初级生产衰退时,异养生物的营养也有一部分依靠春季水华期形成的碎屑来维持。

过去以碎屑为开端的食物链在海洋生态系统能流过程中的重要意义被低估了,主要是认为碎屑的营养价值不高,水生动物对碎屑的同化效率也可能很低。后来的很多研究表明,很多碎屑是由无生命的有机颗粒物和有生命的生物组成的复合体,其营养价值也是很高的,主要归因于细菌的作用。碎屑不仅是微生物活动的中心,在其上还生长着丰富的微小动植物。根据 Fenchel (1970)报道,一种来源于泰莱草形成的碎屑(干重),1 g 中有 3×10^9 个细菌、 2×10^7 个底栖硅藻、 5×10^7 个鞭毛虫、 5×10^4 个纤毛虫和变形虫,并且有不少后生动物。碎屑含丰富的蛋白质、氨基酸、脂类物质和碳水化合物,其总有机物含量达 5%~15%,其中蛋白质和脂类物质达 3%~5%,微生物生物量占碎屑有机物的 0.2%~2.0%。因此,经过微生物、原生动物等活动后,很多碎屑的营养价值是逐渐提高的,有时候以碎屑为食物的动物对碎屑的同化效率比以活的植物为食物的高得多。

海洋中的碎屑数量是很大的,特别是在河口、港湾中的数量是很可观的,从总体上估计,那里大约有 50% 的总初级生产是通过碎屑形式结合到食物链中去。在开阔大洋中,总的碎屑现存量也大大超过年初级生产量。而且经过微生物、原生动物的作用后,碎屑的营养价值是逐渐提高的,因此,海洋碎屑食物链的重要意义绝不亚于牧食食物链。

二、营养级与生态效率

(一) 营养级

食物链上按能量消费等级划分的各个环节叫做营养级或营养层次(trophic level)。于是,绿色植物是第一营养级,草食性动物是第二营养级,第一级肉食动物是第三级营养级,第二级肉食动物是第四营养级。每一营养级包含着一系列种类的生物。能量在食物链上流动时,每经过一个营养级就有相当大部分的能量以呼吸作用损失。而且每一个种群都有其存活的最小生物量,捕食者也有其能量最低要求量,因此,无论陆地或水域,食物链都不可能无限加长,营养级通常为 3~5 级。但是,海洋生态系统的食物链平均可达到 4~5 级,而陆生食物链平均仅 2~3 级。这是因为海洋的初级生产者和食植性动物多为小型种类,所以大型动物多是肉食性种类,比陆地的大型动物处于

更高的营养级。

食碎屑动物的营养层次较难确定。从营养层次看是个混合种群(图 8.1),食碎屑动物(detritus feeder)的能量有些直接来源于植物物质,其次是来自微生物(二级),还有些吃原生动物或其他小无脊椎动物,后者以细菌为食,而细菌又消化植物物质。因此,食碎屑动物既包括食植动物,又包括初级肉食动物,要在个体与物种的水平上分开所利用的能量是困难的,于是在研究系统的能流模型时,往往将整个食碎屑类群作为黑箱(black box)来考虑。在研究近岸生态系统能流时,通常把它们视为与植食性动物同一营养级,因为大部分碎屑来源于植物(包括各种海藻与海草)。

一个特定种群所处的营养级是按其实际同化的能源而确定的。以军曹鱼所处营养级的确定为例,该种鱼混合食料的营养级大小 = \sum (鱼类各种食料生物类群的营养级大小 \times 其出现频率百分组成)。军曹鱼摄食 70.8% 的鱼类(3.0 级)、25% 的头足类(2.5 级)以及 4.2% 短尾类(1.6 级),其混合食料的营养级大小 = $70.8\% \times 3.0 + 25\% \times 2.5 + 4.2\% \times 1.6 = 2.8$ (级)。因此,军曹鱼的营养级应为 3.8 级。图 8.2 示浅海食物网中各营养级的关系。其中第一营养级(图中为 0 级)由海洋植物构成。第二营养级包括食植性动物(1.0~1.3 级)和杂食性动物(1.4~1.9 级),如毛虾、桡足类和贝类等。第三营养级包括低级肉食性动物(2.0~2.8 级)和中级肉食性动物(2.9~3.4 级)。第四营养级为高级肉食性动物(3.5~4.0 级)。海洋鱼类大多数处于第三、四

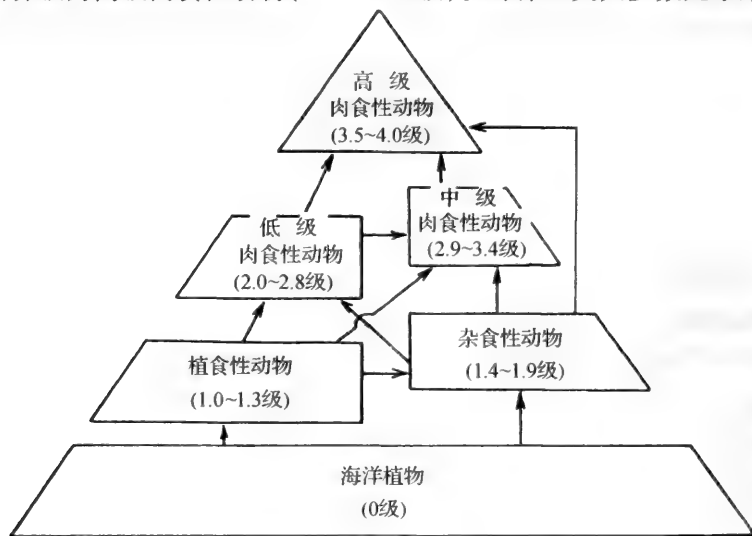


图 8.2 浅海食物网中各营养级的关系(引自邓景耀等 1988)

营养级。

(二) 生态效率

贮存于植物体内的能量沿着食物链传递时有大量的消耗,能流越来越细(图 1.2),所谓的生态效率就是指从一个特定营养级获取的能量与向该营养级输入的能量之比。生态效率实际上就是营养级之间的能量传递(或转换)效率,可以用 n 营养级的生产量与 $(n-1)$ 营养级的生产量之比来表示:

$$n \text{ 营养级的生态效率}(E) = \frac{n \text{ 营养级的生产量}}{(n-1) \text{ 营养级的生产量}} \quad (8.1)$$

式中,生产量可用潜能(卡数)或生物量(有机碳质量)表示。例如,某海区浮游植物的净生产力是 $150 \text{ gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$,食植性桡足类等浮游动物的产量是 $25 \text{ gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$,则 $E = 25/150 = 0.166$,即初级生产量转变为次级生产量的效率约为 17%。

通常前一营养级的产量并未被取食它们的营养级种群全部利用,于是营养级之间就有消费者摄取的能量占被食者产量之间的比例,所谓营养级间的利用效率(exploitation efficiency)即某营养级每年的生产中被其消费者摄取的比例:

$$\text{营养级间利用效率}(E_C) = \frac{n \text{ 营养级的消费量}}{(n-1) \text{ 营养级的生产量}} \quad (8.2)$$

利用效率也称生态营养效率(ecotrophic efficiency)。

在同一营养级内,净产量(P)与其消耗的食物量(C)的比值称为总生长效率(gross growth efficiency, K_1),即

$$K_1 = P / C \quad (8.3)$$

如果生态效率是以净产量(P)与其食物同化量(A)的比值来表示,则称为净生长效率(net growth efficiency, K_2)

$$K_2 = P / A \quad (8.4)$$

由此可见,生态效率(E)本身就包涵有营养级间的利用效率(E_C)和消费者的总生长效率(K_1)两个系数:

$$E = E_C \cdot K_1 \quad (8.5)$$

根据上式,如果大量的海洋初级生产量未被食植性动物所消费,而是死亡并下沉到底部,则水层消费者的生态效率就要下降。Cushing(1971)发现,在

一系列上升流区,浮游植物和食植动物之间的转换效率随着初级生产力的量值增加而下降。在食物密度不太高的海区,转换效率可达 24%,而在食物非常丰富的海区,食植动物的转换效率可降至 3%。同样,消费者的生长效率越低(同化食物的效率低或呼吸消耗量大),生态效率也将下降。

海洋浮游植物没有陆地植物那样的枝干和根系,碳水化合物(纤维素、木质素的主要化学成分)含量较少,而蛋白质含量比例则较多。因此,与陆地食植性动物对植物的消耗和吸收相比较,海洋浮游动物对浮游植物的利用效率和总生长效率都比较高。

海洋生态系统生态效率总的估计是:植食性动物生态效率是 20% 左右,而在较高营养级之间,生态效率可能在 15% ~ 10% 范围(较大的游泳动物觅食消耗较多能量)。根据这一估计,可以认为大洋群落食物链的平均生态效率比沿岸上升流区的低,这与后者营养关系中浮游植物/食植性动物占优势有关。

海洋生态系统平均生态效率通常比陆地的高(林德曼提出的生态效率平均为 10% 是在天然湖泊和实验室的研究得到的,比较适用于水域系统)。其重要原因除上述植食性动物对初级产量的利用效率较高外,还与水域生活的动物多为变温动物,不必消耗很多能量于维持体温上有关。

(三) 根据营养级和生态效率计算次级产量

物质和能量在生态系统中沿着食物链流动和传递,各营养级的次级产量可以用下式表示:

$$P_{n+1} = P_1 E^n \quad (8.6)$$

式中, P_{n+1} 表示 $(n+1)$ 营养级的产量; P_1 是初级产量; E 是生态效率; n 是营养级传递的数目(即计算产量的那个营养级减 1)。

因此,在一个生态系统中,营养级级次越高,产量就越少。如果生态效率是通常所说的 10% 的话,那么,假设浮游植物产量是 100 个单位,则第三营养级的产量只有 1 个单位。如果再有一个营养级,则其产量只剩下 0.1 个单位了。

所以,从能流观点出发,限定动物种群产量的最主要因素是它们所处的营养级次。例如,以浮游生物为生的鳀鱼、沙鲻鱼等鱼类的产量必然比金枪鱼、鲑、鲟等鱼类的产量高得多,后者以食浮游生物的其他鱼类为生。应当指出,一般所指的生态效率是把有相同食性的几类动物作为一个营养级来对待,所以是从食物网结构来考虑的。在食物网中,“水平”环节的数目很重要,正是这

些环节使一个营养级之内的输出能量被降低。例如,从浮游植物通过植食性的桡足类到鲱鱼,不是一条简单的食物链,因为其他一些捕食桡足类的动物(诸如箭虫和玉筋鱼之类)也被鲱鱼所食。这种相互作用的效果减少了在较高营养层次的肉食者所能获得的潜在产量(图 8.3)。

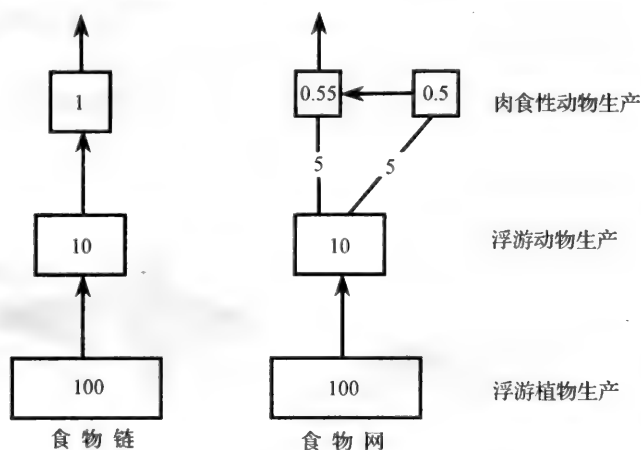


图 8.3 一个由食物链有分支造成能量输出减少的简单例子(引自 Steele 1974)

假定在通过每一个生产层时的转移效率是 10%

生态效率是对次级产量有重要影响的另一重要因素。上述例子中如果生态效率是 20%，则第三营养级的产量是 4 个单位，最后一个营养级的产量是 0.8 个单位，而不是 0.1 个单位了。所以了解比较准确的生态效率数值是很重要的。应当指出，上述的生态效率并没有考虑自然海区的再循环过程。在简单的捕食者-被捕食者关系中，这种循环并不明显。这样，如果生态效率是一般所说的 10%，那么在营养级间能量传递 10%，就要损失 90% 于系统中。确实，有相当大部分的能量被损失掉，即有机碳通过呼吸作用成为 CO_2 。但是，另一部分“损失掉”的是有机碎屑，这部分可以通过食物链再循环，其中的物质和能量仍可继续在系统中被利用，因而生态效率也比一般估计的 10% 高一些，特别是对食植性动物来说更为明显。根据研究资料表明，生态效率在不同营养级中的数值是不同的。海洋植食性动物的生态效率可达 20% 左右，而在较高营养级中，生态效率仅 10%~15%。这也是在不同生态系统中生态效率有差别的原因之一。应当指出，上述估计仅是不同营养级平均生态效率的大约数值，实际上它们的变化范围比较大，并且是根据水层食物链研究总结的，迄今关于底栖系统的研究仍很少。

综上所述，生态系统中某个营养级的生态效率与其对前一个营养级产量

的利用效率和该营养级本身的总生长效率有关。根据营养级所处的位置以及平均生态效率可估计该营养级的产量,但是由于食物网水平环节的存在将会导致依据营养级和生态效率估计的次级产量偏高。

第二节 海洋食物网及能流分析

一、简化食物网与营养层次关键种

食物网由很多相互联系的食物链组成(图 8.4)

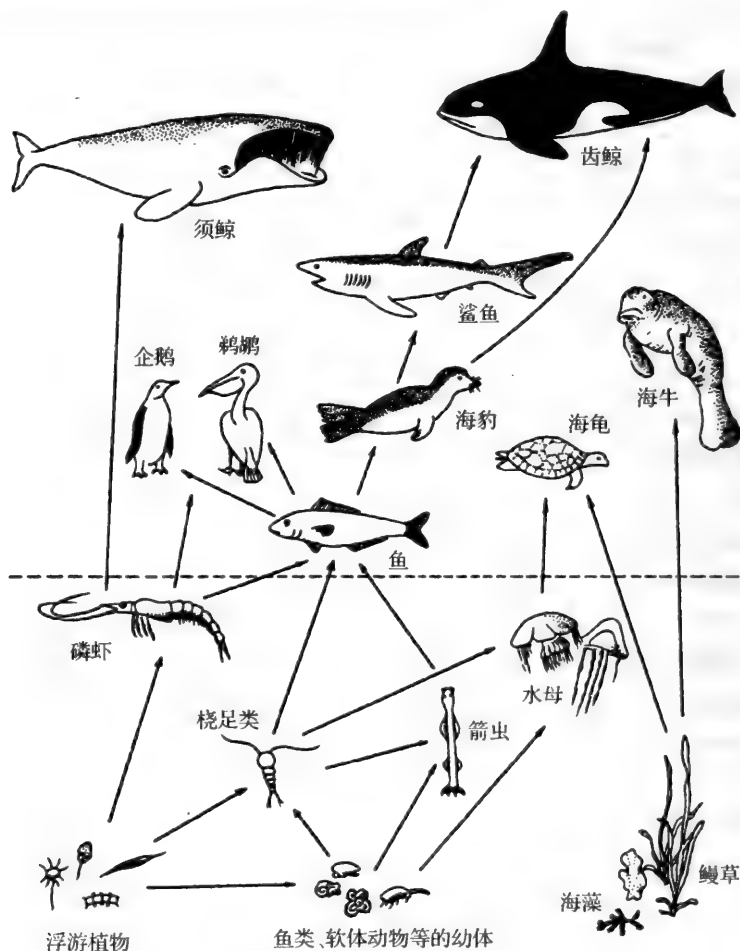


图 8.4 海洋食物网示意图(引自邵广昭 1998)

(一) 营养结构分析的难题

在研究生态系统的能流时,如何分析其营养结构遇到了困难。首先,根据食物链营养级的概念来分析,并不能反映海洋真实的营养结构。因为:①海洋食物关系(食物网)是非常复杂的,生态系统中一个动物种群通常不是固定消费其低一个营养级的物种种群。例如一个被确定为第五营养级的物种只是部分或主要依靠第四营养级的动物而生存,也同时摄食第三、第二营养级的动物,而且其幼体和成体的食物也往往处于不同的营养级;②绝大多数海洋生态系统的能流并非只直接起始于活的植物(牧食食物链类型),而是有大量的能流沿着碎屑食物链传递,在这种食物链中,初级碎屑物本身来源从严格意义上说难以归入某一特定的营养级,或者说营养级的概念甚至更不适用。因此,应用食物链营养级来分析能流过程实际上是用过于简单化的方法来对待复杂的能流关系。

相反,如果以每个物种为基础来描绘生态系统的营养关系和进行能流分析,虽然是真实的反映客观实际,但绘制出来的食物网关系图将乱如麻团,也不可能完整地进行能流分析。Hardy(1924)绘制的北海鲱鱼(*Clupea harengus*)不同生命阶段的摄食关系是一个很经典例证(图 8.5),而要绘制一个具

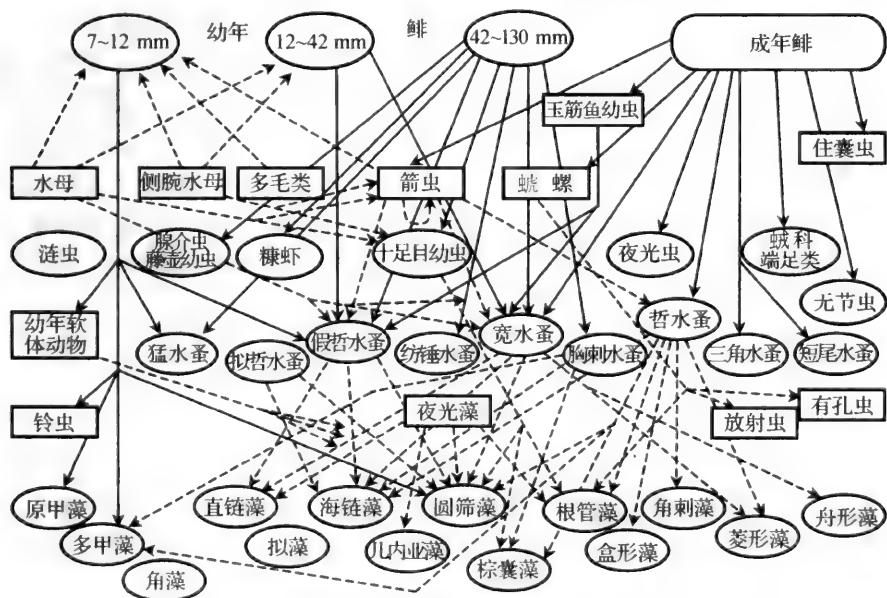


图 8.5 北海鲱生活史不同阶段的摄食关系(引自 Hardy 1924)

有中等程度多样性的自然海区所有种类的食物关系则几乎是不可能的。

(二) 简化食物网

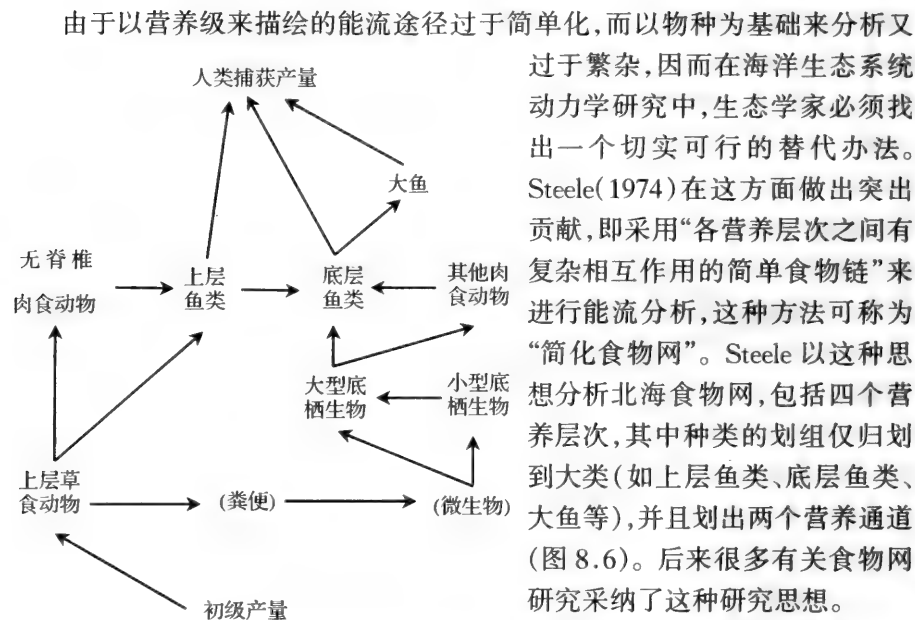


图 8.6 根据主要生物类群作出的北海食物网
(引自 Steele 1974)

由于以营养级来描绘的能流途径过于简单化,而以物种为基础来分析又过于繁杂,因而在海洋生态系统动力学研究中,生态学家必须找出一个切实可行的替代办法。Steele(1974)在这方面做出突出贡献,即采用“各营养层次之间有复杂相互作用的简单食物链”来进行能流分析,这种方法可称为“简化食物网”。Steele 以这种思想分析北海食物网,包括四个营养层次,其中种类的划组仅归划到大类(如上层鱼类、底层鱼类、大鱼等),并且划出两个营养通道(图 8.6)。后来很多有关食物网研究采纳了这种研究思想。

简化食物网实际上是将一些具有相似功能地位(生态位)的等值种(equivalent species)归为一类,称为功能群(functional group),或称同资源种团(guild),具体地说,就是将那些取食同样的被食者并具有同样的捕食者的不同物种(或相同物种的不同发育阶段)归并在一起作为一个营养物种。以营养物种来描绘食物网结构就是简化食物网。

(三) 营养层次关键种

随着研究的深入,在简化食物网研究中特别重视在营养层次转化中发挥重要作用的种类,这些种类称为营养层次关键功能种,或简称关键种(不过这里所指的“关键种”与决定群落种类组成的关键种含义有区别)。以关键种为中心的食物网研究已成为一种新的研究趋势,对关键种的确认,不仅取决于它与其他种类(包括与捕食者和被食者的关系),也取决于它在群落结构的地位,

如优势度大小。

我国海洋科学家唐启升院士在总结前人工作的基础上指出,应采用“简化食物网”的策略研究我国各海区的食物网营养动力学,即以各营养层次关键种作为核心展开研究。例如,我国黄海鱼类有 289 种,东海有 727 种,还有很多头足类、虾蟹类等,从中可找出这些较高营养层次的主要资源种群各 20 多个。在黄海这些种类可占生物量的 91.9%,占渔获量的 34.6%,这些种类可视为高营养层次的关键种类。图 8.7 是一个简化的黄海食物网和营养结构图。

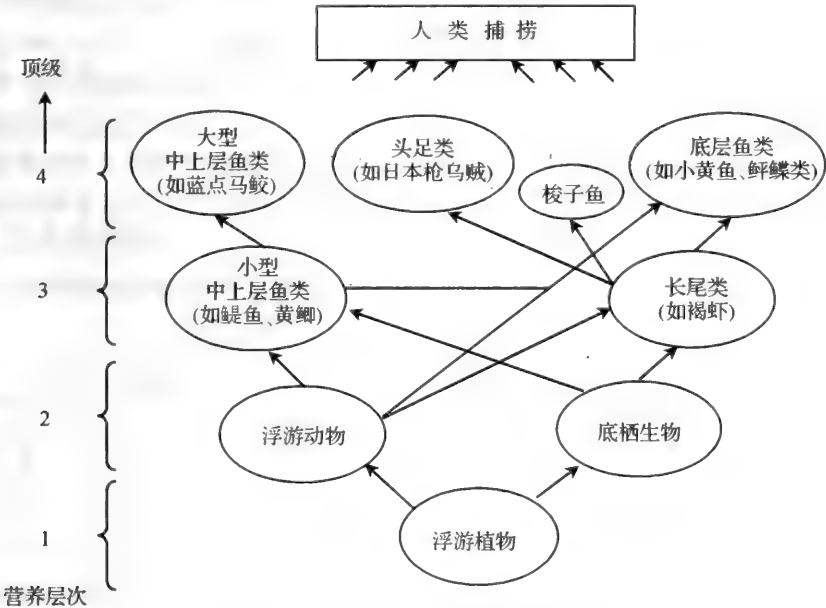


图 8.7 黄海简化食物网和营养结构
(根据 1985~1986 年主要资源种群生物量绘制, Tang 1993)

(四) 同资源种团的特征及生态系统 营养结构的相对稳定性

自然生物群落可以看成是具有不同功能地位的同资源种团所组成的生物社会,每一种功能种团又由不同的物种所组成,同资源种团是生态学一个很有意义的新概念(孙儒泳 1992)。

同资源种团(或功能群)的主要特征是它由一群生态学特征上很相似的物种所组成,彼此之间生态位有明显的重叠,因而同一功能群内的种间竞争很激

烈,而与群落其他功能群之间的联系则较松散,种间竞争也较不明显。其次,在同资源种团内的物种既然是处在同一功能地位上(等值种),因此物种之间是可以相互取代的,在不同年份中同资源种团内可以有不同的种类组合。

一些研究已经发现,在同一生物群落内,某些同资源种团之间总种数的比例是较为稳定的(特别是捕食者-猎物的种类比例),因此同资源种团的划分有助于研究群落营养结构的相对稳定性。Simberloff 和 Wilson(1969)曾将佛罗里达礁的红树林小岛上的动物按营养地位划分为 8 个功能型,即草食动物(H)、食尸动物(S)、食碎屑动物(D)、蚂蚁(A)、食肉动物(C)、寄生性动物(P)和未确定的动物(?),然后将全部动物去除,结果发现再拓殖(recolonization)的新群落虽然在物种组成方面有明显差别,但其营养结构却与原有的群落基本上没有很大区别(表 8.1)。这种情况证明生态系统的营养结构是相对稳定的。还有一些学者在比较西大西洋和中太平洋的珊瑚礁鱼类群落的营养结构时也发现,在不同生物地理区域中的相类似的生物群落之间,虽然其物种组成不同,但在相近的生态位上却有等值种(见第六章有关“平行群落”的内容),它们在生态特征上很相似。这些事实也证明群落和生态系统的营养结构具有相对的稳定性。

表 8.1 营养结构稳定性的证据(引自 Putman & Wratten 1984)

岛	营 养 级								总 共
	H	S	D	W	A	C	P	?	
E ₁	9(7)	1(0)	3(2)	0(0)	3(0)	2(1)	2(1)	0(0)	20(11)
E ₂	11(15)	2(2)	2(1)	2(2)	7(4)	9(4)	3(0)	0(1)	36(29)
E ₃	7(10)	1(2)	3(2)	2(0)	5(6)	3(4)	2(2)	0(0)	23(26)
ST ₂	7(6)	1(1)	2(1)	1(0)	6(5)	5(4)	2(1)	1(0)	25(18)
E ₇	9(10)	1(0)	2(1)	1(2)	5(3)	4(8)	1(2)	0(1)	23(27)
E ₉	12(7)	1(0)	1(1)	2(2)	6(5)	13(10)	2(3)	0(1)	37(29)
总计	55(55)	7(5)	13(8)	8(6)	32(23)	36(31)	12(9)	1(3)	164(140)

每格中第一数字为去除全部动物前的原有种数,括号内的数字为再移植后的种数。

二、海洋生态系统能流分析举例

有关海洋生态系统的能流分析已有一些报道。应当指出,所有涉及的参数不可能都通过现场调查来获得数据,其中有些数据是根据估计的。

(一) 英吉利海峡西部沿岸能流分析(Tait 1981)

1. 初级生产力

应用 ^{14}C 法测定该水域初级生产力大约是 $120 \text{ gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$, 把此值看成是净生产力。若 1 g 有机碳相当于 10 kcal ($1 \text{ kcal} = 4184 \text{ J}$), 则净初级生产力相当于 $1200 \text{ kcal}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ 。

假设净初级生产占总初级生产的 80% , 则总初级生产应等于 $1500 \text{ kcal}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ 。浮游植物呼吸消耗 $300 \text{ kcal}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ 。

设上述净初级生产力中约有 80% 被水层的食植性动物所消耗, 20% 下沉到底部 [$240 \text{ kcal}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$], 其余 $960 \text{ kcal}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ 的能量转移给水层的食植动物。

2. 牧食食物链

(1) 水层浮游动物产量

食植性浮游动物把食物转变成自身组织的效率比较高(有的种类早期幼体甚至能把食物能量的 50% 用于生长)。这里取生态生长效率(K_1)为 0.2 , 那么其能量收支如下:

通过摄食获得的能量 = $960 [\text{kcal}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})]$

未被同化的食物能量(10%) = 96 (下沉碎屑)

呼吸和运动消耗能量(70%) = 672

浮游动物产量(20%) = 192

有些食植性浮游动物未被捕食者所吞食, 而是死亡并下沉到底部。设这部分能量为 $22 \text{ kcal}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$, 那么尚有 $170 \text{ kcal}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ 被食肉性浮游动物和鱼类(如鲱、鲭)所利用。

(2) 水层第三营养级产量

食肉动物呼吸消耗的能量通常是很高的。一般认为生长效率仅 0.1 , 即只有 10% 的食物转变为身体的新组织, 那么这个营养级的能量分布如下:

捕食者获得的能量 = $170 [\text{kcal}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})]$

未被同化的能量(10%) = 17 (下沉碎屑)

呼吸消耗能量(80%) = 136

第三级产量(10%) = 17

(3) 水层渔业产量

根据 1976 年资料,该海域渔获量为湿重 $146 \times 10^9 \text{ g}$, 面积为 $82 \times 10^9 \text{ m}^2$, 则渔获量为湿重 $1.8 \text{ g}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$, 或干重 $0.3 \text{ g}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$, 相当于 $1.5 \text{ kcal}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$, 占水层第三级产量的 8.8%。

3. 碎屑食物链

前面几部分产生的碎屑下沉到底部,其来源及所含能量如下:

初级生产者	未被摄食的浮游植物	240 [$\text{kcal}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$]
	被摄食后又被排出的(未消化)	96
食植性动物	死亡(未被摄食)下沉的浮游动物	22
	被摄食后又被排出(未消化)	17
食肉性动物死亡的水层捕食者		3.4

以上总数为 $378.4 \text{ kcal}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ 。此外,底栖大型藻类和陆源有机碎屑也提供一部分能量。另一方面,一部分有机物的能量被结合到底质中去而暂时不被生物所利用。总的估计,可供底栖动物利用的食物能量约有 $400 \text{ kcal}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ 。其中大部分(75%)是通过细菌消耗,促使细菌繁殖,再被底栖动物所利用,只有少数(25%)可以直接被底栖动物(主要是食植性动物)所利用。

(1) 底栖食植者

这里的底栖食植者是以碎屑与细菌为生,其年平均生物量是干重 $7.5 \text{ g}/\text{m}^2$, 相当于 $37.5 \text{ kcal}/\text{m}^2$ 。若年产量等于其生物量,且其生态生长效率达到 0.2,则需要的能量为 $187.5 \text{ kcal}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ 。这些能量有 25% 来自碎屑 [$47 \text{ kcal}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$], 则其余的 75% 是来自细菌 [$140 \text{ kcal}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$]。

(2) 细菌

水层下沉的碎屑共 $400 \text{ kcal}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$, 其中 $353 \text{ kcal}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ 是被细菌所利用。上面曾估计底栖食植者生产所需要的能量中有 $140 \text{ kcal}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ 是来自细菌,若细菌要保持其生物量不变,则上述数字就是年产量,说明其生态生长效率是很高的 ($140/353 \approx 0.4$), 而呼吸消耗仅 $213 \text{ kcal}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ 。

与较大型的生物比较,细菌的生物量通常是很小的,仅 $0.1 \text{ kcal}/\text{m}^2$, 年平均产量为平均生物量的 1400 倍 ($140/0.1$)。

(3) 底层鱼类

估计英吉利海峡底层鱼类年平均生物量为干重 $1.0 \sim 1.25 \text{ g}/\text{m}^2$ 或

6 kcal/m²左右。设其年产量是生物量的 40%，即 $6.0 \times 0.4 = 2.4$ kcal/(m²·a)，如果生态生长效率是 0.1，则维持这种产量水平需要摄取 24 kcal/m² 的能量，分别来自水层鱼类和底栖食植者。

上面已经估计过，水层中鱼类年产量 17 kcal/(m²·a)，其中 1.5 kcal/(m²·a) 被人类捕捞而从系统中移去，同时有 3.4 kcal/(m²·a) 因自然死亡而下沉，剩下的约 12 kcal/(m²·a) 可供底层鱼类利用，不足部分 [12 kcal/(m²·a)] 是从底栖食植者获得。

(4) 底层渔业

1976 年底层鱼类的渔获量 20 000 t，相当于干重 0.04 g/(m²·a) 或 0.2 kcal/(m²·a)，约占底层鱼类年产量的 8%。

(5) 底栖捕食者

食肉性的底层捕食者生物量相当于 12.5 kcal/m²。它们摄食底部的食植性动物产量中的 25.5 kcal/(m²·a)，还捕食底栖鱼类 2.2 kcal/(m²·a)，二者合计捕食 27.7 kcal/(m²·a) 的能量，设生态生长效率是 0.15，呼吸消耗为 24 kcal/(m²·a)，年产量约为 4 kcal/(m²·a)，其中约 0.3 kcal/(m²·a) 被人类收获。

4. 能量收支总表

能量收入/[kcal/(m ² ·a)]		能量支出/[kcal/(m ² ·a)]	
1. 浮游植物总产量	1500	1. 各营养级呼吸消耗的能量	
2. 底栖大型植物与陆源有机物	20	浮游植物	300
		水层食植者	672
		水层捕食者	136
		细菌	213
		底层食植者	150
		底栖鱼类	21
		底层捕食者	24
		2. 沉积于海底和无机氧化	2
		3. 渔获物	2
总计	1520		1520

5. 各类生物的生物量与生产力

		生物量/(gC/m ²)	产量/[kcal/(m ² ·a)]	P/B/a ⁻¹
水 层	浮游植物	4	1200	70
	食植性浮游动物	1.5	192	25
	水层捕食者	2.0	17	1.7
	细菌	0.025	140	1400
底 层	底层食植者	7.5	37.5	1
	底层鱼类	1~1.25	2.4	0.4
	底层捕食者	2.5	4.0	0.3

从上面分析,英吉利海峡初级生产者固定的总能量约 1500 kcal/(m²·a),年渔获量占初级生产固定的太阳能的 0.1% 左右,与整个大洋比较,这个数值是比较高的。

(二) 河口和盐沼生态系统的能流特点

1. 河口生态系统

Baird 和 Milne(1981)对苏格兰 Ythan 河口进行的能流分析,有助于我们对河口生态系统能流特点的了解。

该海区浮游植物、底栖小型藻类和大型水生植物的初级生产量共达 630 gC/(m²·a)(对太阳能的利用率可超过 1%)。其中大型水生植物的产量占 72%。

无脊椎动物次级产量大约是 69 gC/(m²·a),其中浮游动物、小型底栖动物和大型底栖动物分别占 1%、28% 和 71%,次级产量比初级产量约小一个数量级。

消费者通过植食食物链消耗的植物数量很少,仅占总产量的 7%,其余的主要是取食碎屑和其他有机颗粒。

小型底栖动物摄取的能量为 69 gC/(m²·a),其中以粪团形式排出的占 38%,呼吸消耗 46%,平均生物量 2.1 gC/m²,相当于食沉积有机物的大型底栖动物的平均生物量(15.1 gC/m²)的 13.6%,但其产量却等于后者的 52%。这和下一节讨论的 P/B 比值与个体大小的关系一致。

取食沉积物有机碎屑的大型底栖动物摄取 400 gC/(m²·a),其中用于呼

吸消耗 29%, 粪便排出所占的能量比例很高, 占 16%, 这显然与碎屑食物的营养价值有关。净产量是 $38 \text{ gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ 。水中悬浮有机物的主要消费者是贻贝 (*Mytilus edulis*), 共消耗 $66 \text{ gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ 。在被吞食的食物能量中, 50% 用于呼吸消耗, 25% 以粪便排出。

鸟类、鱼类和蟹类分别吞食底栖大型动物的 24.7%、22% 和 4%。其能量转移效率可以用利用效率来测定, 即 n 营养级的消耗量与 $(n-1)$ 营养级的净产量之比来估算。在 Ythan 河口区, 鱼类、鸟类和蟹类对那些吃悬浮有机碎屑的动物和大型底栖动物的利用效率分别是 17% 和 48%。

2. 盐沼生态系统

盐沼生态系统主要分布在温带和亚极区河口或海湾的海陆交界处, 其主要生产者是一类以根生长在泥底中的开花植物, 受潮水涨退影响交替地淹没在海水中或暴露在空气中(通常, 植物体上部即使在高潮时仍可露出水面)。主要是 *Spartina*、*Juncus* 和 *Salicornia* 属的一些种类。消费者有海洋种类, 如蟹类、贻贝、腹足类软体动物和较小型的甲壳动物。此外, 还有陆地生物(主要是昆虫)。

下面介绍 Teal(1962)对美国佐治亚盐沼生态系统能流进行的分析估计。

大约 $600\,000 \text{ kcal}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ 太阳能照射该盐沼区, 初级生产力是很高的。总初级生产量达 $36\,400 \text{ kcal}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$, 其中 77% 用于植物的呼吸作用, 剩余的 $8200 \text{ kcal}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ 是净产量。

食植性动物仅消耗沼泽植物净产量的 4%~6% (还有一些藻类)。因此在这个系统内, 大部分固定的能量是作为碎屑在食物网中转移, 这是盐沼生态系统能流的一个主要特点。

上述 $8200 \text{ kcal}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ 的净产量主要被细菌所消耗, 据估计, 微生物呼吸消耗其中的 47%, 食碎屑动物-食植性动物的呼吸消耗占 7%, 捕食性动物呼吸消耗仅 0.6%。可见, 在盐沼生态系统能流中, 微生物是占据重要地位的。

相对来说, 浮游植物产量是微不足道的, 它们被食植性动物摄食后, 有机物质通过粪团排出和蜕皮产物进入碎屑食物链。

按上述分析, 盐沼中各种消费者消耗净初级生产能量的 55%, Teal 认为其余的 45% 可能通过潮汐作用传输到沿岸水域, 甚至一部分最终可转移到深海区。可见它们是一个相当开放的生态系统。

第三节 海洋各类动物次级产量估计

一、海洋动物的生物量与生产力

过去几十年来已经对各类海洋消费者的生物量调查进行了不少工作。但由于海洋动物类别复杂,个体大小和生活史类型很不一致,生产力的调查测算存在很多困难,迄今对各类消费者产量的了解还很全面。

Valiela(1984)根据一些学者的资料归纳出各类动物在不同海域的生物量与产量(表 8.2),其中鱼类产量是根据渔获物统计而粗略估算的。

表 8.2 各海区动物的生物量与产量(据 Valiela 综合资料 1984)

	采样深度/m	生物量	产量/[gC/(m ² ·a)]
浮游动物		干重/(g/m ³)	
近岸水域	1~30	122	15.3
大陆架	30	25	6.4
陆架间断区	200	108	5.5
外海区	200	20	5.7
底栖动物		(gC/m ²)	
河口区	0~17	5.3~17	5.3~17
近岸区	18~80	1.7~4.8	0.9~12
大陆架	0~180	23	2.6
大陆斜坡	180~730	18	2.4
深海	>3,000	0.02	—
水层鱼类			
大陆架	0~180	2.6	0.3
大陆斜坡	100~730	10.6	1.3
底层鱼类			
大陆架	0~180	8.6	0.3
大陆斜坡	180~730	4	0.2

下面再就各类消费者的产量作一些简单说明。

1. 浮游动物

各海区浮游动物的产量变化范围很大,可以从小于 5 mgC/(m²·d)到大

于 $150 \text{ mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$, 多数介于 $5 \sim 50 \text{ mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ 之间。在营养丰富的近岸水域, 产量比外海较深水区的高。例如在长岛海峡和乔治滩, 产量可达 $160 \sim 200 \text{ mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$, 英吉利海峡也达到 $75 \text{ mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ 。在印度洋, 产量超过 $100 \text{ mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ 的海区是印度西南沿岸。不过, 在阿拉伯和索马里沿岸, 浮游动物产量仅 $10 \text{ mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$, 非洲大陆东岸沿海及印度西部沿岸海区, 产量仅 $5 \sim 10 \text{ mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ 。在太平洋西部, 高值区从台湾以东外海琉球群岛到日本东南外海一带水域, 以及我国东海(外海), 产量达到 $31 \sim 57 \text{ mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$, 其余海区则在 $11 \sim 29 \text{ mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ 之间。上升流区浮游动物平均产量也较高, 多数介于 $20 \sim 60 \text{ mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ 。如果只考虑上升流出现的季节的产量, 其数值还会提高。

2. 底栖动物

底栖动物的产量的一个重要特点是产量随深度增加而呈明显下降, 与生物量随深度变化的趋势一样(表 8.3)。沿岸浅水区和整个大陆架区的产量比深海底的高得多。在大陆架区, 次级产量也随深度增加而下降。例如, 在长岛滩浅水区($6 \sim 31 \text{ m}$ 深), 底栖动物群落的产量可达 $29.6 \text{ gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$, 而在北海 80 m 深处的产量只有 $1.7 \text{ gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ 。沿岸浅水区产量较高的主要原因是丰富的食物, 因为沿岸水域浮游植物初级生产力较高, 而且由于水较浅, 有机物质到达底部之前没有大量的分解损失, 加上很多沿岸区有很高的大型藻类生产。在这些营养丰富的海区, 底栖动物主要是以沉积碎屑为生, 而在贫营养区(如太平洋和大西洋南北的亚热带涡旋区), 底栖动物主要以收集水层沉降的有机颗粒物质为生。

表 8.3 海洋底栖动物生物量分布

深度 $/\text{m}^2$	面 积		平均生物量	总生物量	
	$\times 10^6 \text{ km}^2$	%	g / m^2 或 t / km^2	$\times 10^6 \text{ t}$	%
0~200	27.5	7.6	200	5500	82.6
200~3000	55.2	15.3	20	1104	16.6
>3000	278.3	77.1	0.2	56	0.8
全部海洋	361	100	18.5	6660	100

深海底栖动物由于食物稀少, 加上在低温条件下生长缓慢, 因而其生物量和生产量都很低。超过 2000 m 的大洋深处, 平均生物量湿重不超过 $2 \text{ g}/\text{m}^2$, 相当于 $0.2 \text{ gC}/\text{m}^2$, 估计这种面积广阔的深洋底部, 年产量不超过 50

$\text{mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ 。

据估计,整个海洋的底栖动物年产量大约为 $13 \times 10^9 \text{ t}$,如果按表 8.3 所列数据,则平均年产量比总生物量多 1 倍。

3. 鱼类

根据新近估计的海洋初级生产力以及营养级数目和生态效率来推算的鱼类产量列于表 8.4。从表中可以看出沿岸和上升流区单位面积鱼产量大大超过大洋区。根据表 8.4 数据,上升流区年平均产量可达 $44.7 \text{ gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$,即使其营养转换次数不是 1.5 而是 2.0(见本章第一节),其产量仍可达到约 $20 \text{ gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ 。海洋中重要的上升流区多与大西洋和太平洋亚热带东部边界流有关,如加利福尼亚海流、秘鲁海流、本古拉海流和加那利海流。在印度和印度尼西亚海域也有较重要的上升流区,不过,由于季风(夏季西南风、冬季东北风)的影响,而使上升流有季节差异。此外,在很多沿岸海区也存在局部的上升流(如我国的浙江沿海上升流和台湾浅滩上升流)。上升流区的鱼产量高,也是渔业活动的主要海区。例如,秘鲁鳀鱼最高年渔获量(湿重)可达 1200 万 t。在陆架区底层鱼类也很丰富,这是因为它们有较好的食物保障。例如,各种鲾鱼摄食瓣鳃类软体动物、多毛类和甲壳类,这些无脊椎动物在陆架区是很丰富的。人类的捕捞活动基本上是在沿岸、上升流区进行的。

生态学上常用生产量与平均生物量的比率(简称 P/B 比值或周转率)来比较各类动物的次级生产水平。Valiela(1984)搜集了多年来一些学者调查的不同种类 P/B 比值的资料,主要是浮游生物和底栖生物的调查资料,鱼类的较少。其中也包含一些淡水种类的数据,它们的 P/B 比值与相应的海水种类没有大的差别。海洋浮游动物的 P/B 比值变化范围很大,但大部分种群多在 10~30 之间,比浮游植物的 P/B 比值小一个数量级。比较各种桡足类的 P/B 比值可以发现,食植性种类比食肉性种类的高;小型浮游动物比大型浮游动物的高。底栖消费者的种类繁多, P/B 比值差异也很大。通常,中型底栖动物(如线虫、猛水蚤类和某些多毛类动物)其 P/B 比值大约是 10,而大型种类(如端足类甲壳动物、各种环节动物和多数双壳类软体动物)的 P/B 比值多在 1~2 之间。在鱼类方面,尽管已经进行了很多渔业方面的研究,但总的来说,对鱼类种群周转率的研究很少。一般认为,鱼类的 P/B 比值比浮游动物至少又少一个数量级。此外,细菌的 P/B 比值最高,年产量和平均生物量的比值可达 500~1500。综上所述,可以得出结论:个体越小(或生活周期越短)的种类, P/B 比值越大,反之亦然。因此,小型动物尽管其生物量比大型动物的少,但其周转时间短、产量高,意味着它们是海洋生态系统中的重

要次级生产者。

表 8.4 三个不同的海洋生境中初级生产量与鱼产量的关系(引自 Lalli & Parsons 1997)

生 境	大洋区	沿岸区	上升流区
占海洋面积的百分数	89	10	1.0
平均初级生产力/[$\text{gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$]	75	300	500
植物总产量/($\times 10^9 \text{ t C}/\text{a}$)	24	11	1.8
营养级之间转换的次数	5	3	1.5
平均生态效率	10%	15%	20%
平均鱼产量 **/[$\text{mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$]	0.75	1000	44 700
鱼总产量 ***/($\times 10^6 \text{ t C}/\text{a}$)	0.24	36.2	162

* 上升流区的营养级数可能为 2(若鱼是主要的食植动物)或 3;1.5 代表能量转换次数的平均值。

** 由方程 $P = BE^n$ 计算得出。

*** 已用每个生境面积占海洋面积的百分数修正(海洋的总面积 = $362 \times 10^6 \text{ km}^2$)。

二、影响动物种群产量的因素

任何能影响动物的新陈代谢、生长、繁殖的因素都与动物的产量有关,因此,温度变化、食物丰歉以及与之相关的气候、水文等外界因素都与动物种群产量有关。还有捕食压力以及动物种群本身的个体大小等都是影响动物种群产量的因素。下面仅讨论温度、食物和种群本身个体大小对产量的影响

1. 温度

温度与动物的新陈代谢速率有密切关系,从而成为影响动物种群产量的一个重要因素。众所周知,温度升高可使呼吸速率呈指数式的增加。由于被动物同化的食物能量扣除呼吸消耗外,其余的就构成动物的生长(产量),在低温条件下,虽然代谢消耗下降,但是摄食、生长和繁殖等速率也随之下降,因而生产率也较低。在适温范围内,温度提高虽然会增加呼吸消耗,但同时也加速生长发育(图 8.8),从而提高产量。因为较高温度可缩短动物生活史各阶段的持续时间,从而缩短其世代周期(图 8.9)。在最适温度范围内,动物有最高的生长率。当温度继续升高时,动物就需要消耗大量的维持能,因而影响生长速率。当自然海区出现反常的高温时,可能造成动物大量死亡。厄尔尼诺现象导致秘鲁沿岸鱼类的大量死亡就是一个明显的例子。

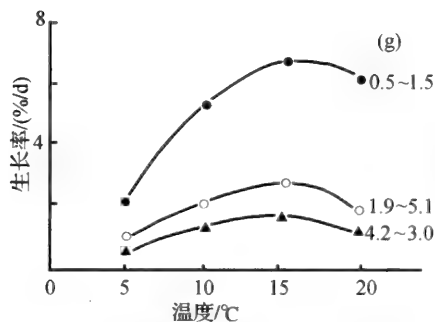


图 8.8 温度对红大麻哈鱼生长率的影响
(Shelbourn et al. 1973)

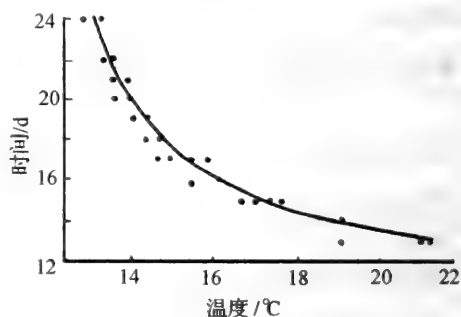


图 8.9 温度与端足类(*Gammarus zaddachi*)的蜕皮时间间隔(Kinne 1970)

2. 食物

食物质量与动物的同化效率有密切的关系。食物质量越高,动物的同化效率也随之提高,其生长效率就高;反之亦然。图 8.10 示一种食碎屑的多毛类生物量随碎屑含 N 量的增加而上升,直到含 N 量达到一定的水平为止。图中还表明,从数量上看,碎屑的量较丰富时,这种多毛类的生物量也提高。

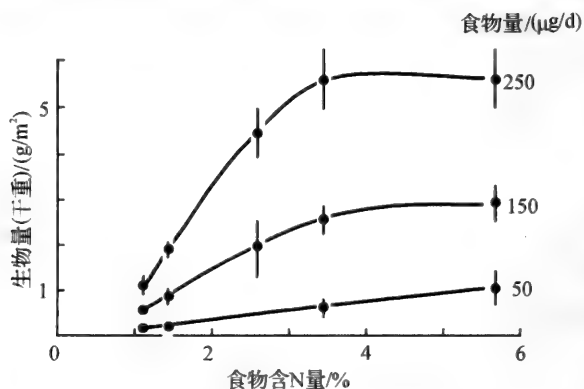


图 8.10 多毛类小头虫(*Capitella capitata*)的生物量与食物质量的关系
(Tenore 1977)

一般来说,肉食性动物有较高的同化效率,因为它们的食物质量较高,易被动物所消化吸收。植食性动物同化效率的范围变化较大。动物对碎屑食物的同化效率变化也较大,因为碎屑本身的营养成分是不断变化的。

3. 个体大小

消费者个体大小与产量有关。一般的规律是较小的个体有较高的相对生长率,因为大个体用于维持代谢消耗的食物能量比例较高。上面我们已经讨论 P/B 比值与个体大小的关系,Sheldon 等(1972)用个体数量增加 1 倍所需要的时间长短作为生产指标进行比较,发现微生物和单细胞藻类(直径 $1 \sim 100 \mu\text{m}$)数量加倍时间是 $10 \sim 100 \text{ h}$,无脊椎动物(主要是浮游动物,平均直径 $100 \sim 10\,000 \mu\text{m}$)约在 $100 \sim 1000 \text{ h}$,个体平均直径在 $10^4 \sim 10^6 \mu\text{m}$ 的种类数量加倍时间大约是 $10^3 \sim 10^4 \text{ h}$ 。应当指出,个体大小对产量的影响规律不仅适用于同种个体的不同生长阶段的相对生长率比较,也适用于不同种类成体个体大小的相对生产率比较(见图 8.11,从图中还可看出温度的效应)。

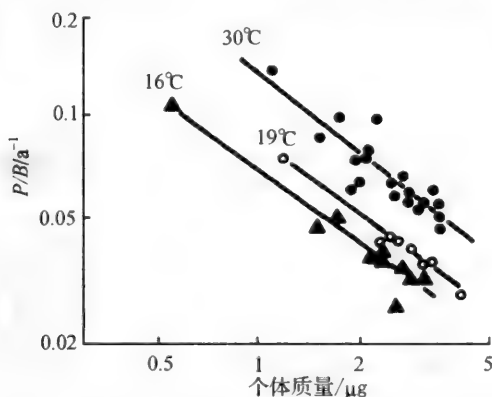


图 8.11 桡足类 *Acartia clausi* 的个体质量与 P/B 比值的关系(Kinne 1970)

三、动物种群产量的测定方法

海洋动物的世代周期都比浮游植物的长得多,很难像初级生产力那样在现场直接测定各类动物的产量,加上次级生产牵涉到各种消费者类型,它们的生物学特性、种群数量变动规律以及各种生态效率都有差别,不可能用统一的某种方法测定产量,因而海洋次级生产力的研究基础还很薄弱。本节介绍几种计算动物种群产量的方法。

(一) 股群法(cohort method)

股群法(或称年龄组法)是根据动物种群数量和生物量的变化,通过定期的现场采样分析来估计其产量。这种方法应用于计算世代不相重叠的离散型种群(discrete population)的产量较为方便。

设某一年龄组在时间 t_1 时的个体数为 n_1 , 平均质量为 w_1 ; 在时间 t_2 时的个体数为 n_2 , 平均质量为 w_2 , 则 t_1 时的生物量为 $n_1 w_1$, t_2 时为 $n_2 w_2$ 。从 t_1 到 t_2 , 由于个体生长而增加生物量, 但由于被捕食和自然死亡而损失生物量。那么, 从 t_1 到 t_2 这段时间的产量(P)相当于存活个体的增重量加上损失的个体的增重量, 即

$$P = n_2(w_2 - w_1) + (n_1 - n_2)\left(\frac{w_2 - w_1}{2}\right)$$

$$\text{整理后得} \quad P = (n_1 + n_2)\left(\frac{w_2 - w_1}{2}\right) \quad (8.7)$$

或者等于 t_1 到 t_2 这段时间损失的生物量加上存活的生物量的变化量, 即

$$P = (n_1 - n_2)\left(\frac{w_1 + w_2}{2}\right) + (n_2 w_2 - n_1 w_1) \quad (8.8)$$

例如, 某一底栖动物在第一次调查时的个体密度为 226 个/ m^2 , 个体平均质量为 0.15 g, 则生物量为 33.9 g/ m^2 。到第二年在同一地点调查, 其个体密度为 41 个/ m^2 , 个体平均质量为 0.32 g, 生物量为 13.1 g/ m^2 。那么, 按上式计算损失的生物量为 43.5 g/ m^2 , 产量为 22.7 g/ m^2 。

Birkett 通过对北海的一种双壳类 *Macra* 在 616 天内进行 5 次调查的数据, 计算出每一调查间隔时间内其产量和损失的生物量(表 8.5)。在整个调查期的前半段, 损失的生物量超过生产量, 所以其现场生物量下降。而在后半段, 生产量大大超过损失的生物量, 所以其现场生物量再次上升。

表 8.5 北海 *Macra* 种群的产量估计

时间/d	数量/(个/ m^2)	平均质量/mg	生物量/(mg/ m^2)	产量/[mg/($\text{m}^2 \cdot \text{d}$)]	损失量/[mg/($\text{m}^2 \cdot \text{d}$)]
0	7045	1.416	9976		
50	990	5.364	5310	317.38	410.53
225	378	9.910	3746	17.78	26.71
398	289	44.286	12 799	66.28	13.94
616	246	73.542	18 091	35.90	11.62

对于鱼类种群来说,其年龄可以鉴定,应用年龄组法时可以跟踪同龄群体的数量和平均质量的变化。底栖生物由于其活动空间有限,因而年龄组的辨认也比较容易。对于世代不相重叠的桡足类种群来说,生长速率可以通过现场调查了解不同发育阶段的平均质量变化,同时以相邻发育阶段个体数量的最大值之间的间隔时间来确定各发育期的持续时间(图 8.12),并据此计算产量。

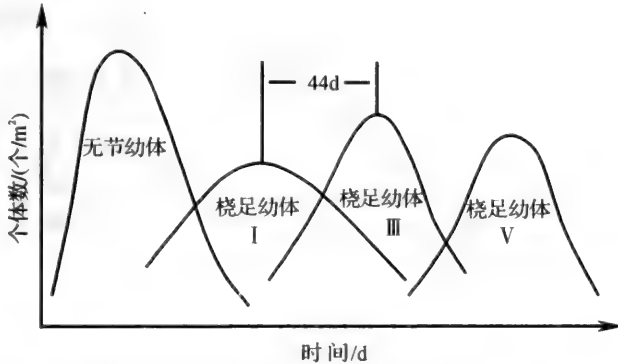


图 8.12 桡足类发育阶段持续时间的估计(Parsons et al. 1984)

年龄组法要求定期进行现场调查,Parsons 等(1984)认为调查的间隔时间以该种世代时间的 1/10 为宜。

(二) 积累生长法(cumulative grow method)

积累生长法常用于计算繁殖活动是连续的、一年有几个世代互相重叠的种群产量。人们很难通过现场调查其同一世代群体的个体数和生物量变化,必须通过培养实验来估算各发育阶段的持续时间及生产量,然后外推于自然种群(结合现场调查的各发育期个体数及个体平均质量来估算产量)。

积累生长法的原理是很简单的。任何生物的生长曲线, $W = f(t)$, 表明其质量的增量是与年龄有关的。因此,根据某一年龄组的个体数(n)和在 t 时间(天数)内的平均个体质量增量($\Delta \bar{W}$),就可计算年龄组的日产量 $P = \Delta \bar{W} / t$, 累积各年龄组的日产量,就可求得种群的日产量(图 8.13),即

$$P = \frac{n_I \Delta W_I}{t_I} + \frac{n_{II} \Delta W_{II}}{t_{II}} + \frac{n_{III} \Delta W_{III}}{t_{III}} + \dots \quad (8.9)$$

根据图 8.13 的数值,该种群的日产量为 2455 $\mu\text{g/d}$ 。

积累生长法除了按年龄组(发育期)分别计算产量外,还可以用不同的质

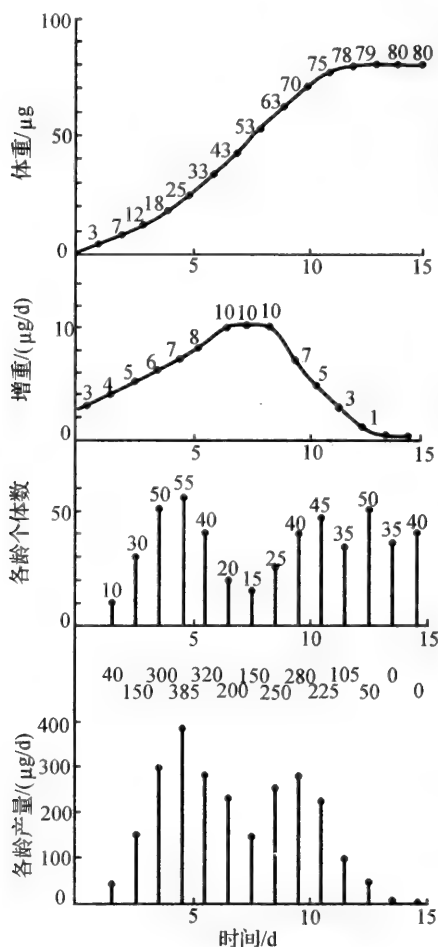


图 8.13 积累生长法图解(仿 Bougis 1976)

量组来代替年龄组或发育期,这样就不必鉴别现场样品的各个发育阶段,对于分析鉴定困难的种类是有利的。

虽然积累生长法的计算原理很简单,但是在实际工作中却是比年龄组法更麻烦,因为必须通过活体培养实验来取得有关生长曲线的数据,而这些实验的条件应尽可能接近该种群在自然海区的环境条件(如水温、食物种类和浓度等),所得结果外推到自然海区才能比较接近客观实际。

(三) 周转时间法(turnover time method)

周转时间法是通过了解种群增加的生物量相当于平均现存量所需要的时间来估计产量。它适用于计算稳定状态的产量。某种群处于稳定状态,即在比其生活史持续时间长得多的时间内,其生物量和个体数没有大的波动。图 8.14 用来解释稳定状态的种群特征及计算产量的方法。

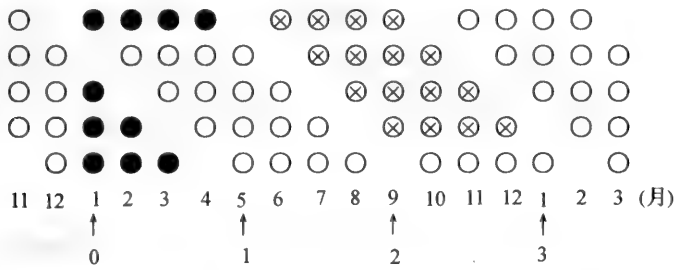


图 8.14 周转时间法图解(仿 Bougis 1976)

图中设恒定的个体数(N)为 4, 个体的寿命为 4 个月, 消失的个体立即被新增加的个体所补充。在一年中(从 1 月至翌年 1 月), 种群更新 3 次, 年周转率(annual turnover rate)是 3, 周转时间(turnover time)是 $1/3$ (年), 那么, 年产量就等于其恒定个体数的 3 倍(即 12)。如果个体平均质量为 w , 则年产量是 $12w$ 。于是, 计算年产量(P)的公式为

$$P = B / \bar{T}_B \tag{8.10}$$

式中, \bar{T}_B 是具有恒定生物量(B)的种群周转时间。因此, 只要知道种群的平均生物量和周转时间, 就可以估计产量。

稳定种群的平均生物量可通过现场调查资料来估算, 而周转时间可以定期连续观察动物不同发育期的相对频率分布来估计一个世代所经历的时间。

由于种群是处于稳定状态, 每个时刻的死亡量等于补充量, 因此也可以通过计算死亡率(或补充率)来了解周转时间。种群的瞬时死亡率(the instantaneous death rate, m)可按公式 $N_{(i+1)} = N_i e^{-mt}$ 求得, 即

$$m = \frac{\ln N_i - \ln N_{(i+1)}}{t} \tag{8.11}$$

式中, N_i 和 $N_{(i+1)}$ 分别表示在 t 时间内初始与最后的个体数。瞬时死亡率和周限死亡率(the finite death rate, M)的关系以及周限死亡率和周转时间(T)的关系为

$$M = 1 - e^{-m}, T = \frac{1}{M} \quad (8.12)$$

根据上面这些关系式可以计算周转时间。

Heinle(1966)估计美国大西洋沿岸的 Chesapeake 湾 Patuxent 河口夏季桡足类优势种 *Acartia tonsa* 的产量,把现场采到的样品按发育阶段分成无节幼体、桡足幼体(I~V期)和成体三个组别,分别测定其生物量及各组的瞬时死亡率,并换算成周转时间,按下式计算产量(P):

$$P = \frac{B_n}{T_n} + \frac{B_c}{T_c} + \frac{B_a}{T_a} \quad (8.13)$$

式中, B_n 、 B_c 和 B_a 分别表示无节幼体、桡足幼体和成体的平均生物量; T_n 、 T_c 和 T_a 分别为各期的周转时间,测得夏季这种桡足类在 3 m 水柱中的产量约为 $77 \text{ mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ 。

(四) 碳收支法(the carbon-budget method)

碳预算法是根据动物摄取的食物能量及其生长效率来估算动物的产量,这是一种在个体水平上的生理学研究方法。其原理表示于图 8.15。

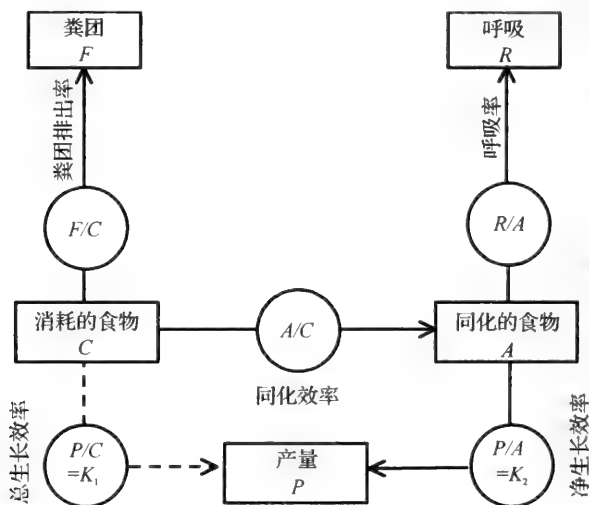


图 8.15 碳预算法估计产量图解(图中圆圈内的符号表示效率)

$$\text{计算产量的公式: } P = C - (F + R + U) \quad (8.14)$$

式中, P 为产量; C 为消耗的食物量; F 为食物废物(粪便)量; R 为代谢消耗(呼吸)量; U 为排泄废物(尿)量。

如果以 A 表示动物对食物的同化量, 则 $A = C - F - U$, $P = A - R$ 。若通过室内的实验, 测定了动物的摄食量、同化效率和呼吸率等参数, 就可以计算其产量, 并据此应用于海区自然种群的产量计算。

Corver 计算长岛滩(Long Island Sound)两种纺锤水蚤 *Acartia clausi* 和 *A. tonsa* 的产量。根据 2 年的现场调查所获得的浮游动、植物的平均生物量以及在实验室测定动物的平均清滤率和呼吸率等数据计算产量:

① 摄食量: 浮游植物平均生物量 $\approx 333 \mu\text{gC/L}$

浮游动物平均生物量(湿重) $\approx 20 \text{ g/m}^2$

动物清滤率 $\approx 85 \text{ ml}/(\text{mg} \cdot \text{d})$

则 *Acartia* 每天清滤的水量为

$$20 \times 1000 \times 85 = 1.7 \times 10^6 [\text{ml}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})]$$

$$\text{摄食量} = 333 \times 17000 \times 1/1000 = 0.57 (\text{gC}/\text{m}^2)$$

② 同化量: 根据前人的研究资料, 取同化效率为 80%, 则

$$\text{同化量} = 570 \times 80\% = 456 [\text{mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})]$$

③ 呼吸消耗: 在实验室测定动物的呼吸消耗为 $0.08 \text{ ml O}_2/(\text{mg} \cdot \text{d})$, 相当于现场 $290 \text{ mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ 。

$$\text{④ 产量} = 456 - 290 = 166 [\text{mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})]。$$

由于动物的呼吸消耗了大部分食物能量(达 70% ~ 80%), 因此, 也可以根据 McNeill 和 Lawton 提出的经验公式, 通过呼吸率(R)来粗略地估计动物的产量(P):

$$\lg P = 0.8262 \lg R + 0.0948$$

李松、郑榕(1991)参考前人有关浮游动物生理生态学实验研究结论, 用以下方法计算闽南-台湾浅滩上升流区浮游动物混合种群的产量:

① 生物量(B , 以 C 计)的计算: 取浮游动物的干重约为湿重的 20% 和 C 含量约为干重的 40% (Omori 1969) 等换算值以及因福尔马林固定保存样品而损失的干重约为 33% (Giguere et al. 1989) 校正值, 将各测站非胶质浮游动物以湿重计的生物量(mg/m^3)换算为以 C 计的生物量(mgC/m^3)。

② 生产量的计算: 应用 Ikeda-Motoda (1978) 生理学方法, 计算步骤: ① 将各站浮游动物以湿重计的生物量(mg/m^3)除以丰度(个/ m^3), 求得浮游动物的平均个体湿重($\text{mg}/\text{个}$); ② 应用 Ikeda (1985) 关于浮游动物的呼吸率与干重和水温的复回归方程:

$$\ln R_{\text{O}_2} = 0.7886 \ln DW + 0.0490 T - 0.2512$$

式中, R_{O_2} 表示呼吸率 [$\mu\text{l O}_2/(\text{个}\cdot\text{h})$], DW 为浮游动物的平均个体干重 (mg), T 为水温 ($^{\circ}\text{C}$), 以计算各测站浮游动物的呼吸率 (R_{O_2}); ③取呼吸商 0.8, 并将呼吸率 (R_{O_2}) 换算为以 C 计的呼吸率 [$R_C, \text{mgC}/(\text{个}\cdot\text{d})$]:

$$R_C = \frac{0.8 \times 12}{22.4} \times 24 \times R_{O_2} = 10.286 R_{O_2}$$

④取浮游动物的同化效率 70% 和总生长效率 30%, 并计算各测站浮游动物的日生产量 [$P, \text{mgC}/(\text{个}\cdot\text{d})$]:

$$P = 30 R_C / (70 - 30) = 0.75 R_C$$

第四节 粒径谱、生物量谱的概念及其在海洋生态系统能流研究中的应用

海洋生物种类繁多, 构成了极端复杂的食物网, 要准确研究其能量流动是十分困难的。海洋学家在实践中希望找到一种快捷、准确、连续的方法来研究食物链、食物网的状态和动力学变化, 除了上述简化食物网的概念外, 新近还提出了粒径谱和生物量谱的概念。

一、粒径谱、生物量谱的概念

1. 粒径谱

在海洋水层生态系统食物网中, 能流通过错综复杂的食物关系从被捕食者流向捕食者。每一对捕食者与被捕食者的关系都有一些共同的特点: 随着营养层次的升高, 生物的个体变大 (捕食者的个体一般都大于被捕食者), 生命周期增长 (从浮游植物的数小时或数十小时至鱼类、哺乳类的数年); 同时, 随水体各营养层次的升高, 个体密度减小, 但是相邻营养级的总生物量并不像能流那样呈指数式下降。根据这一普遍规律, 如果把海洋中的生物, 从微生物和单细胞浮游植物到浮游动物、直至鱼类和哺乳类, 都视为“颗粒”, 并以统一的相应球型直径 (equivalent spherical diameter, ESD) 表示其大小, 那么, 某一特定生态系统各粒度级上的生物量分布将遵循一定的规律, 即顺营养层次向上总生物量略有下降。若把粒度级按一定的对数级数排序, 这种生物量在对数粒度级上的分布就称为粒径谱 (particle-size spectra)。在平衡状态下这条谱线是一条有着很低斜率的直线。图 8.16 示以 10 为底的对数级数表示南大洋 (高生产力区) 和赤道太平洋 (低生产力大洋区) 食物链中不同粒径生物的平均生物量变化。

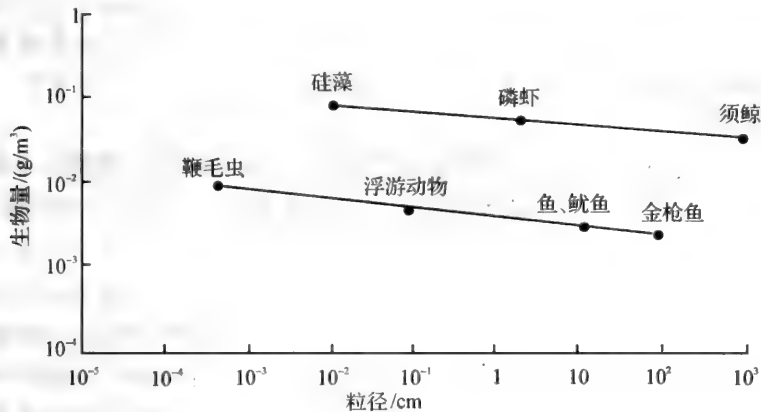


图 8.16 海洋食物链中不同个体大小的平均生物量(Lalli & Parsons 1997)
上线:南大洋 下线:赤道太平洋

2. 生物量谱

粒径谱的应用有一定的局限性,主要问题是尽管采用相应球型直径(ESD)而避免了不同生物体型上的差异,但相同 ESD 的颗粒(生物)其含能量差别很大。一条鱼所含能量要比与其体积相同的一个水母大几十倍。同一生态系统在不同时期(季节)各粒级上的成员也有很大变化,不同生态系统间的差别就更大了,这在很大程度上阻碍了粒径谱概念的广泛应用。因此,以生物量谱(biomass size spectra)代替粒径谱能更准确反映不同粒级成员能量的关系。

标准化了的生物量谱采用双对数坐标。横坐标为个体生物量,以含能量的对数级数表示(lg kcal);纵坐标为生物量密度,以单位面积下的含能量的对数级数(lg kcal/m²)表示,因此生物量谱实际上是生物量能谱。据报道,生物量谱适用于几乎所有水域生态系统:海洋的、淡水的、水层和底栖的。可利用已有的浮游

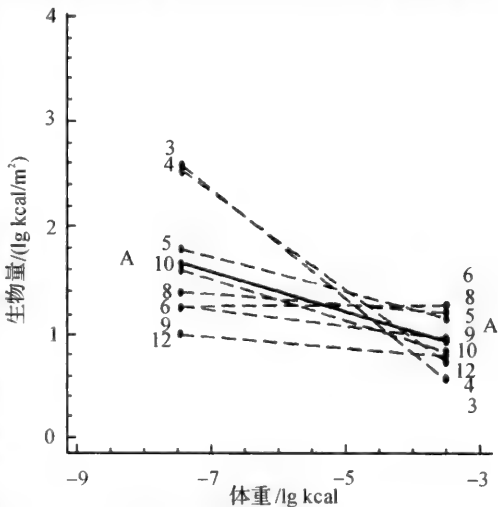


图 8.17 乔治亚湾各月生物量谱(Boudreau & Dickie 1992,转引自王荣 2000)

植物、浮游动物、底栖动物和鱼的资料对某一生态系统的生物量谱进行“编辑”(王荣 2000)。图 8.17 为 Boundreau 和 Dickie 利用北大西洋乔治亚滩丰富的资料编辑的该海域各月的生物量谱。

二、粒径谱、生物量谱概念在海洋生态系统能流研究中的应用

20 世纪 70 年代海洋学研究中应用库尔特计数器(Coulter counter)测定 $10\text{ }\mu\text{m}$ 以下浮游生物的数量。虽然计数器不能识别颗粒的种类,但却使生物学家摆脱繁琐费时的显微镜观察工作。后来各种新型计数器(包括将计数器装在拖体内直接进行现场观测)陆续出现,并且计数范围可扩展到几个毫米的大型浮游动物,为粒径谱和生物量谱的研究与应用奠定基础。现在粒径谱的应用已从微米级延伸到大型动物,对海洋生态系统动力学研究起着重要的推动作用。因为面对非常复杂的海洋食物网,要摸清所有捕食者和被食者种群的生物学、种群数量变动和受控因素,并且在此基础上建立模型去模拟它们,客观上是存在很大困难的。粒径谱、生物量谱理论就有可能为我们提供一个简便、实用的手段。它以生态学的观点和方法从总体上宏观地研究不同海洋生态系统的状态(status)和动态(dynamics)及其机制和影响因素,同时也可以比较不同类型生态系统的差别,甚至还可以估计生产力和鱼产量。

首先,根据生物量谱的谱线在平衡(相对稳定的生态系统)状态下是一条斜率很低的直线这一普遍规律,如果实测过程中这条直线上有出现高峰,就意味着存在过剩和积累,能流渠道被阻塞。例如,春季“水华”期,浮游植物大量繁殖而浮游动物来不及利用,浮游植物就可能过剩而积累,在几微米(或几十微米)粒径上往往表现为一个突出生物量的高峰;相反的,低谷则意味着空缺和不衔接。因此,粒径谱和生物量谱可反映生态系统的状态或动态(王荣等 1988)。上述北大西洋乔治亚滩各月的生物量谱(图 8.17)就很清楚地反映出该海域生态系统动态的季节变化,即三、四月份是水华期,生态转换效率最低。

其次,应用粒径谱、生物量谱的原理可以对不同生态系统的特点进行比较。不同海域生态系统由于温盐状况、地理条件和气候条件的差异,其食物网结构都有差异。在一般状况下,多数生态系统具有相似的、较低的谱线斜率(生态转换效率),但截距大;而太平洋涡旋区是最贫瘠的海域之一,生产力非常低,谱线截距也很低,两者相差近两个数量级(图 8.18)。

还有,由于平衡和稳定生态系统的粒径谱应是一条直线,就可以根据作为该生态系统特征的粒径谱,从某一粒度级的生物量去推算其他粒度级的生物

量或产量。Sheldon 等(1982)曾根据圣劳伦斯湾 $8 \sim 80 \mu\text{m}$ 的浮游植物的生物量去推算鲱和鳕的产量,得出与多年平均相近的结果,基于粒径谱估计的生物量可以作为确定最大持续捕捞量的依据。同样的,也可以应用粒径谱方法计算初级生产力(Tang 1995)。当然,这是一种宏观的估计,但说明粒径谱、生物量谱有广阔的应用前景。

总之,以能量表示的生物量谱将是一次推动粒径谱新知识体系的革命。即以能量生态学的观点和方法,把复杂的海洋生态系统、千头万绪的食物网和所有的捕食者和被食者关系、所有成员的生物学、种群数量变动和受控因素等简化为生物量谱模型,从总体上宏观地研究海洋生态系统的状态和动态,为业已开拓的“全球海洋生态系统动力学”(GLOBEC)研究提供一个准确、简捷的研究手段。

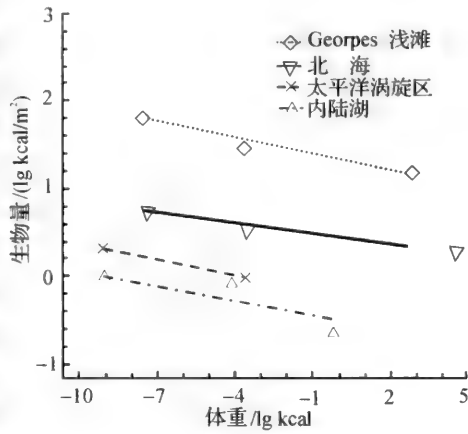


图 8.18 不同海域生态系统的生物量谱比较
(摘自王荣 2000)

第五节 海洋微型生物食物环

一、海洋微型生物食物环的组成和基本结构

(一) 什么叫海洋微型生物食物环

过去,人们一直认为水层食物链基本模式就是网采浮游植物→桡足类→鱼类。随着检测技术的进步,人们认识到海洋中数量巨大的异养细菌不仅是有机物质的分解者,而且也是有机颗粒物的重要生产者。因为异养细菌可摄取大量溶解有机物(DOM)而使其本身种群生物量得到增长,即所谓细菌的二次生产(bacterial secondary production)。异养浮游细菌是微型异养浮游动物(以原生动物鞭毛虫为主)的主要食物来源,而后者又被个体较大的原生动物(主要是纤毛虫)所利用,这些纤毛虫又是桡足类等中型浮游动物的重要食物来源,从而使上述摄食关系进入后生动物食物网(metazoan food web)。于是,溶解有机物被异养浮游细菌摄取进行微生物二次生产,形成异养浮游细菌→

原生动物→桡足类的摄食关系,就称为微型生物食物环(microbial food loop)或简称为微食物环,也可称为微生物环(microbial loop)。

新近研究表明,除了细菌外,某些原生动物也能直接摄取 DOM。例如,南极海洋的领鞭虫(choanoflagellates)不仅能摄取 $0.063 \sim 1 \mu\text{m}$ 的颗粒有机物,也能摄取相对分子质量在 $4000 \sim 2\,000\,000$ 的 DOM,而异养细菌只能直接摄取相对分子质量小于 700 的 DOM(Marchant & Scott 1993)。原生动物与异养细菌的这种差异被认为是一种自然选择的结果,而且领鞭虫对 DOM 直接利用的功能能成为 DOM 和浮游动物的中间环节,将微型生物食物环缩短,从而大大提高了微型生物食物环的生态效率。

另一方面,海水中也大量生存着与异养细菌大小相似的微微型自养浮游生物($<2 \mu\text{m}$),包括蓝细菌原核生物和微微型光合真核生物,它们也被上述微型生物食物环中摄食异养细菌的同类原生动物和微型后生动物所消耗。在食物关系上这些微微型自养生物起着异养细菌同样的作用,形成以微微型自养生物→原生动物→桡足类的摄食关系。Sherr 等(1988)提出最好用“微型生物食物网”(microbial food web)或简称微食物网来包括异养浮游细菌和微微型自养浮游生物为起点的两个摄食途径,而有些学者则赋予微型生物食物环以同样的内涵,使其仍可表达这两个摄食营养途径。

总的来说,在富营养水域,微型生物食物环作为牧食食物链的一个侧支,为海域生态系统的能量流动的补充途径,从而提高总生态效率;而在贫营养海域,微型生物食物环在海洋食物链的起始阶段的作用远大于经典牧食食物链,是能流的主渠道。

在微型生物食物环中有多少微微级颗粒物来自自养生产,有多少是来自异养细菌的二次生产,在不同海区是不一样的。一般来说,自大洋至沿岸带,微微型自养生物的光合作用产量是相对稳定的,而异养细菌的二次生产则是在沿岸带要比开阔大洋区高得多(Davis & Sieburth 1984)。

(二) 海洋微型生物食物环的结构

微型生物食物环实际上包括几个不同营养层次,并且在内部形成一个相对独立的食物网结构,是维系大量微细初级生产者与桡足类等浮游动物的重要营养结构。

微型生物食物环的结构如图 8.19 所示。从图中可以看出,异养细菌以及微微型、微型浮游植物同样的都被鞭毛虫、纤毛虫所利用,这些原生动物再被桡足类等浮游动物摄食,从而与经典食物链连接起来。

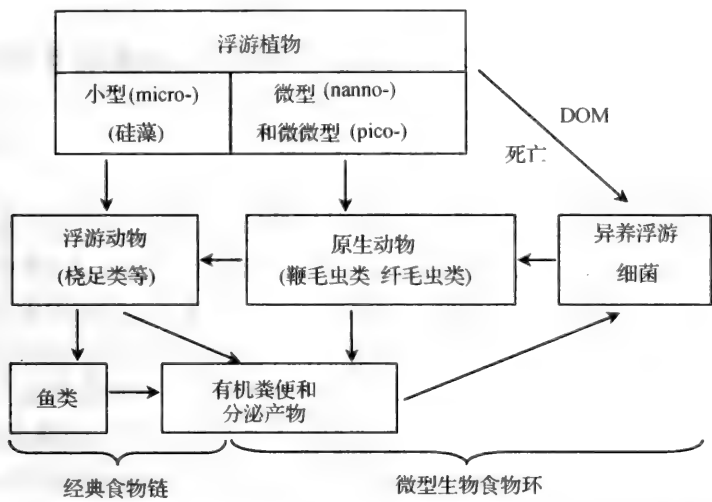


图 8.19 微型生物食物环的结构及其与经典食物链关系示意图(引自宁修仁 1997b)

上述微型生物食物环中各个类别的生物组成是很复杂的,同一类生物包含很多种类,它们可能分别被不同层次的消费者所利用。例如,微微型浮游植物除了大部分被异养鞭毛虫摄食外,也被一些纤毛虫甚至桡足类所摄食,不过在微型生物食物环中,摄食者和被摄食者的个体大小是有一定比例的,通常摄食者与被食者的个体大小(标准粒径)约为 10:1,因此,个体大于 200 μm 的桡足类就不可能摄食细胞小于 2 μm 的异养细菌或蓝细菌,它们之间需要增加原生动物这一过渡环节。粒径谱概念的引入可使我们对微型生物食物环的结构及其与经典食物链的关系有更详细的了解(图 8.20)。

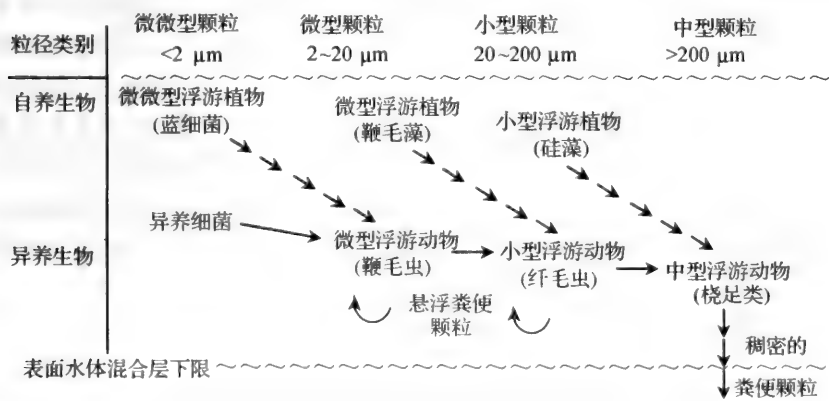


图 8.20 微型生物食物环各营养层次的粒径与摄食关系示意图(引自宁修仁 1997b)

二、微型生物食物环中各类生物的生物量与生产力

(一) 异养细菌

海洋细菌(主要是异养细菌)依靠溶解有机物(DOM)为生。海水中的溶解有机物含量丰富,占总有机质(溶解态和颗粒态)的90%以上(其中相当部分是不易分解的),细菌利用溶解有机物迅速地生长繁殖。应用荧光显微镜方法测定海洋细菌的丰度,结果表明,在营养丰富的海区,细菌丰度可达 6.3×10^6 cell/ml,即使是在营养物质少的4200 m的深海中,细菌数量也有 3.4×10^4 cell/ml (Hobbie 1977)。通常海洋细菌的丰度与海水中Chl a浓度(代表浮游植物现存量)成正相关,即Chl a高的海区,浮游植物分泌的DOM多,细菌的增殖速度也较高,因而细菌的密度大。

细菌的增殖速度很快,在适宜条件下,一天可分裂数次甚至更多次。1980年美国科学家Fuhrman应用[甲基- ^3H]胸腺嘧啶核苷示踪法估计海洋细菌的生产量,发现实验水域中的细菌生产力平均为 $8.4 \sim 54 \mu\text{gC}/(\text{L} \cdot \text{d})$,相当于初级生产力的20%。Cole(1988)报道海洋细菌生产力相当于初级生产力的31%,且2/3是在透光层中产生,另外1/3在无光层产生。还有报道,海洋异养细菌生产量相当于海区初级生产力的10%~80%(Kirchman et al. 1993)。尽管这个比例范围很宽,但说明在海洋生态系统能流分析中细菌的生产力是不可忽视的。

虽然细菌的生产速度依海域和深度的不同变化很大,但是,多数相当于初级生产速率的20%~30%,而且这一比例无论是在海洋或在陆地水环境中基本一样(Cole 1988)。假定细菌对DOM的同化效率为70%的话,则可以认为海域初级产量的30%~40%是通过浮游植物的细胞分泌物和(或)浮游植物来源的有机碎屑被细菌所利用(高桥正征 1996)。由此可见,海洋异养细菌在微型生物食物环中具有重要作用。有研究发现,实验水体中浮游动物对异养细菌生产力的转化效率相当于浮游动物对初级生产力的转化效率的52%(Harada 1995),即使在水华期,在微型浮游动物的摄食中仍有15%是异养细菌(Micheal et al. 1999)。

(二) 微微型光合自养生物

1. 蓝细菌

自从 Johnson 和 Sieburth(1979)应用落射式荧光显微检测技术以来,已发现海洋中生存着大量蓝细菌(Cyanobacteria)的聚球菌属(*Synechococcus*)微微型光合原核生物。聚球菌广泛分布于热带和温带海洋,其粒径为 $0.5 \sim 1.5 \mu\text{m}$,细胞丰度通常在 $10^3 \sim 10^5$ 个/ml(Murphy & Hangen 1985)。在我国长江口冲淡水区夏季聚球菌丰度可达 10^5 个/ml,在台湾海峡和厦门西海域丰度分别为 $(1.1 \sim 42.5) \times 10^3$ 个/ml 和 $(8.0 \sim 64.0) \times 10^3$ 个/ml。近来发现,聚球菌的生物量通常比其消费者微型原生动物至少高一个数量级,足以作为后者的重要食物源。在热带太平洋,它对浮游植物总生物量的贡献达 25% ~ 90%,对总初级生产力的贡献达 20% ~ 80%;而在世界大多数海区,它对浮游植物总生物量的贡献达 20%,对总初级生产力的贡献达 60% (Caron et al. 1991)。

2. 原绿球菌

原绿球菌(*Prochlorococcus*)是比蓝细菌细胞更小($0.4 \sim 0.8 \mu\text{m}$)的微微型光合原核生物,广泛分布于热带、亚热带大洋、亚极地海域、陆架边缘海以及近岸、河口、内湾。原绿球菌数量通常高于蓝细菌(在寡营养海区要高出 1~2 个数量级)。在加利福尼亚近海、马尾藻海、地中海等海区,其丰度约为 10^5 个/ml,位于夏威夷附近的亚热带北太平洋 ALOHA 测站,原绿球菌的平均丰度为 1.76×10^5 个/ml,蓝细菌则仅为 1.4×10^3 个/ml。在层化的水体中(尤其在寡营养海域),原绿球菌在浮游植物总生物量和个体丰度上均占优势(焦念志、陈念红 1995)。

3. 微微型光合真核生物

微微型真核自养生物在形态上和分类上比上述两类原核生物有较高的多样性,它们主要包括绿藻纲(Chlorophyceae)、真绿藻纲(Prasinophyceae)、金藻纲(Chrysophyceae)和隐藻纲(Cryptophyceae)等类别。真核微微型浮游植物的细胞丰度一般都比原绿球菌和蓝细菌的少。在上述 ALOHA 测站,平均仅为 1.0×10^3 个/ml(Campbell et al. 1997);在我国台湾海峡和厦门西海域分别为 $(0.1 \sim 2.8) \times 10^3$ 个/ml 和 $(2.4 \sim 3.2) \times 10^3$ 个/ml。在超微型($< 5 \mu\text{m}$)的浮游植物中,真核微微型自养生物占叶绿素生物量的 61%,碳生物量的 87%,初

级生产力的 68% (Li 1995)。

总之,尽管对微微型自养生物的生物量和生产力的研究还处于初始阶段,所得结果差别很大,但它们对初级生产力有重要贡献则是毫无疑问的。

(三) 微型和小型浮游动物

微型浮游动物指 $2\sim 20\ \mu\text{m}$ 大小的原生动物,主要由鞭毛虫和部分纤毛虫(无壳纤毛虫)组成。

异养鞭毛虫在海洋生态系统中大量存在,Ryther(1969)描述的大洋食物链实际上就将鞭毛虫归为中型浮游动物之前的中间环节。在鞭毛虫类中还有一些更微细的种类,属 pico-级($0.2\sim 2.0\ \mu\text{m}$)的微微型异养生物。微型和微微型异养浮游生物的丰度组成,通常有一个定量关系。在丹麦海区观测的结果表明,细菌、微型异养鞭毛虫和纤毛虫的平均丰度分别为 6.3×10^6 、 2×10^3 和 17.1 个/ml,后者虽丰度不高,但生物量可占 10%~20%。(Andersen & Sorensen 1986)。

纤毛虫类的粒径总的来说比鞭毛虫类的大,有的是超过 $20\ \mu\text{m}$,属小型浮游生物的范畴(如砂壳纤毛虫)。很多纤毛虫是以鞭毛虫为食物的,并且也摄食微型浮游植物。纤毛虫生长繁殖速度很快,甚至于超过浮游植物的生长,Heinbokel(1978)测得五种砂壳纤毛虫的生长率(加倍时间)为 $(1\sim 2)/\text{d}$,Perez 等(1997)测得几种纤毛虫的生长率(加倍时间)为 $(0.2\sim 1)/\text{d}$ 。

小型浮游动物($20\sim 200\ \mu\text{m}$)是微型生物食物环中较高层次的类别,除了包括上述砂壳纤毛虫和部分无壳纤毛虫外,还有一些变形虫、异养鞭毛虫、放射虫、有孔虫、轮虫和桡足类幼体等。它们是连接桡足类等主要食物链的环节。由于它们个体较大,易于观测,所以研究得较多。

三、微型生物食物环在海洋生态系统 能流、物流中的重要作用

通过上面的讨论,我们可以对微型生物食物环在海洋生态系统能流、物流中的作用归纳如下:

(一) 在能流过程中的作用

① 通过微型生物食物环使溶解有机物和微微型自养生物进入海洋的经

典食物链。海洋初级生产产品中的溶解有机物只有通过微生物食物环中的异养微生物二次生产被微型浮游动物(原生动物)所利用这一转变过程,这部分初级生产(DOC)的能量才能进入后生动物。同样的,海洋中大量的 pico-级自养生物也只有通过微生物食物环才能进入经典食物链。因此,微生物食物环是海洋生态系统能流结构中很重要的组成部分,或者说缺少微生物食物环,海洋生态系统的能流结构是不完整的。

② 微微型和微型自养生物的初级生产构成海洋初级生产力的最重要部分。海洋初级生产者大部分是微型和微微型种类。在亚热带和热带海区叶绿素峰值水层, pico-级自养生物占叶绿素总量的 70% (Takahashi & Hori 1984)。在典型的贫营养海区, pico-级浮游植物占浮游植物生物量和生产量的 40%~80%, 在沿岸约占 25%~50%。同时,对初级生产力粒级结构的一些研究表明,小个体有相对高的生产能力。例如,南极普里兹湾及其邻近大洋印度洋区, 1990/1991 夏季 nanno-和 pico-两个粒级的浮游植物占总生物量的 53%, 总生产力的 69% (Ning et al. 1993)。在寡营养海区, pico-级浮游生物的叶绿素含量占叶绿素总量的 70%, 但却占初级生产力的 80% (Krupatkina 1990)。由此可见,近二十年来的调查发现微型生物食物环中的生产者对海洋初级生产力有很重要的贡献,这也是过去对海洋初级生产力低估的原因之一。

③ 微型和小型浮游动物是海洋生态系统能流的重要中间环节。据报道,很多海区中型浮游动物仅直接消耗浮游植物生物量的较少部分(不超过1/3),而更大量的初级生产是被微型浮游动物所利用,或者,从海洋整体来说,它们是初级生产力的重要消费者。而且,微型浮游动物生命周期短、生长快,甚至能超过浮游植物的生长。因此,微型浮游动物是具有控制浮游植物增长的重要因素,也被认为是高营养盐、低叶绿素(HNLC)现象的原因之一 (Legendre & Rassoulzadegan 1995)。

McManus (1991)应用网络流动分析技术测定了微微型浮游生物生产力的归宿和大型浮游动物对原生动物依赖的程度,结果表明,大型动物的食物中有 38%是由小型浮游动物(30~200 μm)这一营养级所构成;还有 23%是由通过微型纤毛虫类(10~30 μm)这一级的物质所构成。由此可见,微型和小型浮游动物作为摄食和被摄食者是海洋生态系统能流的重要中间环节。

(二) 在物质循环中的作用

微生物食物环不仅是营养物质向较高营养层次流动的重要环节,而且

在生态系统有机物质矿化和再循环过程中起非常重要的作用,特别是在贫营养的大洋区,大部分营养物质的循环能在真光层内完成,是与微型生物食物环的存在分不开的。主要原因是:

① 营养物质在微型生物食物环中的更新很快。微型生物食物环中的细菌、原生动物以及小型后生动物都是个体小、世代周期短,有很高的营养物质更新速率,单位体重营养物质的再矿化速率比较大动物高一个数量级以上。

② 微型生物食物环的消费者并不像很多后生动物那样产生高沉降率的粪团,所产生的微细有机碎屑可长时间的滞留在真光层水体中,使大部分营养物质可以在真光层内矿化与再循环,这对维持真光层的营养物质供应和稳定初级生产水平有很重要的意义。

③ 微型生物食物环产生的小颗粒有机物在细菌作用下形成有机凝聚体,其中有丰富的溶解有机物、细菌和微型异养生物,是营养物质快速循环的活性中心。

有关微型生物食物环在营养物质循环中的作用将在下一章继续讨论。

本章提要

1. 食物链、食物网是生物群落的营养结构,也是生态系统能流的途径。海洋牧食食物链根据其能流过程中营养转换次数分为大洋、沿岸和上升流区三种基本类型,它们直接与浮游植物的粒径大小有关。在很多沿岸区碎屑食物链比牧食食物链更为重要。

2. 初级生产贮存的能量沿着食物链营养级传递时,每经过一个营养级就有大量能量以废能的形式消耗掉,同时,每个物种都有其存活的最小生物量,捕食者也有其能量的最低要求量,因此食物链不可能无限加长。海洋食物链平均可达4~5个环节,而陆地通常仅2~3个环节。

3. 营养级间的生态效率是指从一个特定营养级获得的能量与向该营养级输入的能量之比,可用生产量的比值表示。生态效率本身是营养级间利用效率和消费者生长效率的乘积。根据营养传递次数(n)和生态效率(E)可按 $P_{(n+1)} = P_1 E^n$ 计算某一特定营养级的次级产量(P)。营养级“水平”环节的存在降低了该营养级向后一级输出的能量。

4. 以生产者、消费者营养级来描绘海洋生态系统的能流过程途径过于简单化,而以物种为基础的食物网来分析能流过程又过于复杂化。“简化食物网”的概念将那些取食同样的被食者并具有同样的捕食者的不同物种(或相同

物种的不同发育阶段)归并在一起作为一个营养种来描绘食物网结构。在简化食物网中,那些在营养层次转化中发挥重要作用的种类称为营养层次关键功能种。

5. 同资源种团(上述功能群)是由一群生态学特征上很相似的物种组成,彼此之间生态位有明显重叠,因而同一功能群内种间竞争很激烈,而与群落其他功能群之间的种间竞争不明显。同资源种团内的物种处于同一功能地位上,因而物种之间可以相互替代,在不同年份中同资源种团可以有不同的种类组合。以同资源种团划分的群落营养结构具有相对的稳定性。

6. 海洋动物类别复杂、个体大小和生活史类型差别很大,测定动物产量的难度大。一些报道表明,浮游动物生产量多数介于 $5 \sim 50 \text{ mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$, $P/B(\text{a}^{-1})$ 比值多在 $10 \sim 30$ 之间。鱼类产量的估计可根据不同类型海域的初级生产力、平均营养转换次数和生态效率加以推算。其总产量可能介于 $80 \times 10^6 \text{ tC/a}$ 至 $150 \times 10^6 \text{ tC/a}$ 之间,其 P/B 比值比浮游动物的至少小一个数量级。浮游动物、鱼类产量从沿岸向外海迅速递减的趋势很明显。底栖动物生物量从浅水底带向深水底带呈迅速递减的趋势也是很明显的。

7. 海洋动物种群产量的测定方法有:①以一定时间间隔现场取样分析种群的个体数量和平均增重量计算产量(股群法);②根据现场调查的个体数量、平均生物量和死亡率(应用生命表数据)计算周转时间和产量(周转时间法);③根据现场调查和室内活体培养(得出生长曲线)相结合的方法计算产量(积累生长法)以及④根据动物摄食的食物能量及其总生长效率和净生长效率,结合现场调查的动物种群及其食物对象的平均生物量来计算产量(碳收支法)。

8. 海洋生态系统能流过程中,随着营养层次的升高,生物的个体变大、生命周期变长、个体密度下降。若将微生物和单细胞藻类至浮游动物、鱼类等都视为不同大小的“颗粒”对应它们的生物量作图,就可以得到一条粒径谱线。将粒径大小改为体重(含能量)大小,对应于它们的生物量双对数坐标作图,就可得到一条斜率很小的生物量谱线。生物量谱线的斜率反映的是生态转换效率、截距反映生产力水平。从生物量能谱的状态可以从宏观总体上研究不同海洋生态系统(淡水也一样)的状态和动态及其机制和影响因素。

9. 同一生态系统的粒径谱、生物量谱在稳定状态下是一条斜率很小的直线。如果在这一生态系统的某些季节中谱线出现高峰,则反映能流过程存在过剩与积累(如水华期可能出现的情况),反之则存在空缺或不衔接。同样的,不同生态系统(如富营养水域和贫营养水域)的谱线差异反映了它们的生产力、食物网结构和能流特点的差异。此外,粒径谱生物量谱还可作为从一个粒度级去推算其他粒度级的生物量与产量的依据。粒径谱、生物量谱有很广泛

的应用前景,目前还处在研究的早期阶段。

10. 海洋中大量溶解有机碳(DOC)通过异养细菌的吸收转化为细菌颗粒,并形成异养细菌→原生动物→桡足类的摄食关系,称为微型生物食物环或微食物环。同时,各海区都生活着微微型自养浮游生物,它们在食物关系上起着与细菌同样的作用,因此,微型生物食物环实际上包括以溶解有机物和微微型自养生物为起点的微型生物食物关系。微型生物食物环的主要成员是异养细菌、蓝细菌等微微型生产者 and 鞭毛虫、纤毛虫类等原生动物,这些原生动物依其个体大小分别处在不同的营养层次上。微型生物食物环不仅包括几个不同的营养层次,并且其内部关系复杂,形成一个相对独立的食物网结构。

11. 海洋初级生产产品中的 DOC 可以通过微型生物食物环重新进入经典食物链,而且大量 pico-级自养生物也只有通过微型生物食物环才能被个体较大的浮游动物所利用,其中微型和小型浮游动物作为摄食和被摄食者是能流的重要中间环节。因此,微型生物食物环是整个海洋生态系统能流结构中很重要的组成部分,如果缺少微型生物食物环的话,能流结构是不完整的。同时,海洋 DOC 含量很高,各海区微微型自养生物的数量也很多,因而通过微型生物食物环的能量也是海洋生态系统总能流中的重要部分。

12. 微型生物食物环的存在使生态系统的营养物质可以得到快速再生、循环,贫营养大洋区营养物质的矿化再生基本上是在透光层内完成的。这是因为:①微型生物食物环中的种类组成个体很小、世代周期短、有很高的营养物质更新速率;②消费者所产生的粪粒等有机碎屑也很微细,在透光层中停留时间长;③这些微细的有机碎屑在细菌和微型异养生物作用下成为营养物质快速循环的活性中心。

13. 概念与术语:营养级(trophic level),营养级间的利用效率(exploitation efficiency),生态营养效率(ecotrophic efficiency),总生长效率(gross growth efficiency),净生长效率(net growth efficiency),功能群(functional group),同资源种团(guild),股群法(cohort method),积累生长法(cumulative grow method),周转时间法(turnover time method),碳收支法(the carbon-budget method),粒径谱(particle-size spectra),生物量谱(biomass size spectra),细菌的二次生产(bacterial secondary production),微型生物食物环(microbial food loop)。

思考题

1. 海洋水层食物链有哪些类型? 它们之间差异的根本原因是什么?
2. 海洋食物链与陆地的有何差别, 其原因是什么? 为什么说食物链营养级不能无限延长?
3. 设某海区浮游植物的净产量是 $220 \text{ gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$, 食植性浮游动物的产量是 $30 \text{ gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$, 计算浮游植物与浮游动物之间传递的效率(生态效率), 并说明传递效率与哪些因素有关。
4. 有哪些方法可以测定海洋动物种群的生产量?
5. 某上升流区摄食浮游动物的鱼类年产量(湿重)为 $40 \text{ t}/\text{km}^2$, 该海域初级生产力为 $200 \text{ gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$, 设鱼的湿重与含碳量之比为 10:1, 则该生态系统的平均生态效率是多少?
6. 什么叫简化食物网? 为什么在研究海洋生态系统动力学时需要应用简化食物网的概念与方法?
7. 什么叫同资源种团, 同资源种团有哪些生态学特征?
8. 什么叫粒径谱? 为什么要用生物体重(含能量)多少替代粒径大小来绘制粒径谱?
9. 为什么说生物量谱可以在宏观上反映海洋生态系统的状态和分析不同生态系统的差异? 贫营养和富营养水域的生物量能谱线可能有哪些不同的特征?
10. 什么叫海洋微型生物食物环? 微型生物食物环有哪些主要的种类组成类别? 为什么微型生物食物环也称微食物网?
11. 微型生物食物环在海洋生态系统的能量流动和物质循环中有哪些重要作用?

第九章 海洋生态系统的分解作用与生物地化循环

学习目的:学习本章应掌握生态系统分解作用的概念及意义,海洋主要分解者类群和微生物食物环在有机质分解过程中的贡献,沉积物中有机质的有氧和缺氧分解,海洋生物泵概念及其作用以及DMS的来源、去向与作用,了解大洋和近岸水层颗粒有机物的沉降分解过程的差异及原因以及氮、磷、硫等营养物质生物地化循环的基本过程。

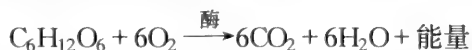
第一节 海洋生态系统的分解作用

一、有机物质的分解作用及其意义

(一) 什么叫分解作用

“生产”、“消费”和“分解”是生态系统的三个基本功能过程。初级生产的产品和能量经由各种生物的消费、传递,形成能量和物质的流动。动物、植物和微生物也不断产生死的有机物质,包括排泄的废物以及死亡后的各种残体,这些有机物质也贮存一定的潜能,在生态系统中通过分解者生物的作用逐渐降解,最终无机元素从有机质中释放出来(称为矿化作用, mineralization),同时能量也以热的形式逐渐散失,这个过程就是生态系统的分解作用(decomposition)。

分解作用的生物化学过程正好与光合作用的情况相反,可表示为



分解过程是通过生物的摄食和代谢排出逐渐完成的,并有一系列酶参与到各个分解环节中,是一个包括生物和非生物作用的复杂过程。各种组分的分解速度也不相同,糖、脂类和蛋白质容易分解,而纤维素和动物的几丁质、骨骼等的分解则很缓慢。

(二) 有机物质的分解过程

有机物的分解是包括可溶性物质的沥滤、微生物的降解和异养生物的消耗等一系列很复杂的过程,是由许多种生物共同作用才能完成的。而且,沥滤、降解和被异养生物消耗是在整个分解过程起作用的,只不过在不同阶段其作用大小有差异而已。

不同来源的碎屑有机物,其分解过程有差别。以藻类和维管束植物来源的有机物为例,分解过程包括下面几个阶段:

① 沥滤阶段(leaching phase):可溶性物质从碎屑中转移出来的一种形式。有机体一旦死亡,就很快地沥滤出那些可溶的或水解的物质。这些有机溶解物易被异养生物吸收利用,同时产生 CO_2 和无机盐类。应当指出,这一阶段并不一定要有微生物的参与。实验证明,不管是在有菌或无菌条件下,其沥滤速率是一样的。这一阶段持续时间从几分钟至几星期,与碎屑的类型(来源)有关。

② 分解阶段(decomposition phase):这一阶段有机物的分解主要是通过微生物(细菌和其他微型生物系统)的作用来实现的。微生物分泌各种酶来水解有机物,并且吸收所产生的可溶性有机物,部分用于自身的生长,部分用于呼吸消耗产生 CO_2 。在分解阶段,碎屑中的某些化合物(如糖和一些氨基酸)易被微生物利用,而另一些物质(如纤维素、蜡和木质素)是很难被微生物分解的。因此,在分解阶段,POC 的化学成分是不不断变化的。这一阶段颗粒有机物质的分解速率比上一阶段慢得多。

③ 耐蚀阶段(refractory phase):上一阶段尚未分解的有机物(主要是一些不易分解的物质)必须经过几个星期(浮游植物碎屑)或几个月至几年(维管束植物碎屑)的降解过程。最后剩余的是一些很难分解的、含腐殖酸为主的一些有机聚合物、复合物,它们最终形成所谓海洋腐殖土(marine humus)。

分解过程的特征和强度决定于分解者生物(主要是细菌和微型原生动物)、被分解有机物的组分和理化环境条件三类变量。

(三) 分解作用的意义

分解作用的意义在于维持生态系统生产与分解的平衡。据估计,全球通过光合作用每年大约生产 10^{17}g (约 1000 亿 t)的有机物质(Odum 1971),而一年中被分解的有机物质也是这个数量,即通过分解作用大体上维持着全球生

产和分解的平衡。由于光合作用吸收 CO_2 放出 O_2 , 而分解作用消耗 O_2 放出 CO_2 , 当光合作用与分解作用处于相对平衡状态时, 大气 O_2 和 CO_2 含量比率就不会有大的波动, 从而避免因该比率的变化而产生一系列的生态效应。同时, 通过死亡有机质的分解, 使得植物所需营养物质再生和在生态系统中再循环(recycling), 为生产者提供源源不断的无机营养物质。如果没有分解作用, 一切营养物质将被束缚在生物的残体中, 也就不可能进行新的生产和产生新的生命, 生态系统也就崩溃了。

生态系统的分解作用还有其他一些功能。例如有机物质分解过程中产生具有调控作用的环境激素(environmental hormone), 对其他生物的生长产生重大影响, 这些物质可能是抑制性的或刺激性的。同时分解过程中产生不同大小和不同营养组分的有机颗粒物为食碎屑的各种生物提供食物来源, 对维持生态系统物种多样性有重要意义。

二、主要分解者生物类别

首先应当明确, 没有一种分解者能独立将动植物残体完全分解, 生态系统中营分解作用的生物群体包括很多种类, 由于它们分级的渐次作用, 才能够将各种死的有机物质完全有效地分解。

(一) 细 菌

细菌无疑是很重要的分解者, 它们具有分解有机物的各种酶, 细菌吸收分解过程中产生的溶解有机营养物质, 并通过代谢释出无机物质; 另一些较难分解的有机物仍保留在环境中, 需较长时间和经各种分解者的不断作用才能逐渐分解。

很多研究表明, 细菌不仅分解有机物释出营养盐, 同时也会从介质中吸收无机营养物质。在营养盐浓度很低的大洋水域(初级生产力和细菌数量都低), 细菌可吸收的溶解有机物很少, 这时细菌就可能与浮游植物竞争限制性营养盐。

一般认为, 底物氨基酸含量与 NH_4^+ 的吸收或排出有关, 细菌首先利用氨基酸, 当溶解态游离氨基酸(DFAA)浓度较高时, 与细菌利用 NH_4^+ 有关的酶会被抑制; 且只有满足其本身生物合成之后才开始氨基酸的分解而产生 NH_4^+ 。在 DFAA 浓度很低的情况下, 与利用 NH_4^+ 有关的酶不被抑制, 细菌就可消耗 NH_4^+ 。但是也有的研究表明, 异养细菌的自然群落同化与产生

NH_4^+ 是同时进行的。可以认为,有关细菌在无机氮再生中的作用尚须进一步深入研究,特别是有关异养细菌群落生活的底物组分和细菌的营养生理学的研究最为重要。

海洋细菌常因受病毒感染而死亡,当被感染的细菌细胞溶解时,其主要溶解产物是诸如核酸和蛋白质这样的相对分子质量高、C 和 N 含量比值小的一些化合物,从而成为营养物质的一种重要的潜在来源。由于沿岸和大洋水中异养细菌被病毒感染的比例很高,因此它可能是促使营养物质再生的一种机制。

(二) 微型食植者(micro-grazers)

原生动物也是海洋生态系统中重要的营养物质再生者,它们的数量在沿岸和大洋水中都很丰富,主要摄食细菌和超微型自养浮游生物。原生动物的相对生物量代谢速率很高,营养物质的排泄速率可比大部分后生动物高 1~2 个数量级。由于原生动物摄食细菌,因而对上述细菌和浮游植物竞争必需营养物质的结果产生影响。

影响原生动物氮再生速率的因素很多。根据 Goldman 等人的实验结果,一种杂食性微型鞭毛虫(*Paraphysomonas imperforata*)的氮再生效率(nitrogen regeneration efficiencies)与食物对象的营养质量有关,当它们摄食细菌时,氮再生效率最高,可达 70%。他们认为其主要原因是细菌的 C 和 N 含量比值较藻类的低得多,即相对于这种鞭毛虫的代谢需要来说,食物对象有剩余(过量)的氮。若以藻类为食物时,则氮再生效率与藻类的营养状态(细胞氮含量)有关。此外,再生效率还与这种鞭毛虫本身所处的生长状态有关,处于快速增长阶段时氮的再生效率较低(15%~25%),而在随后的稳定阶段,再生效率较高(>50%)。

Caron 等通过一个捕食-被捕食系统的实验表明细菌和微型异养食植者都是重要的营养盐再生者,但微型摄食者对自然海区的营养盐再生可能起更重要的作用。其次,尽管微型摄食者是重要的营养盐再生者,但其再生效率很少能超过 50%。第三,由于再生效率不超过 50%,那么开阔大洋区氮再生效率能达到 90% 这样高的数值,就必定要由比较复杂的、多营养级的微型生物食物网结构来完成。第四,微型生物食物网既是营养物质向较高营养级流动的一个环节,也是在其内部再生循环的一个系统,二者是同时进行的(图 9.1),只不过两种途径的相对重要性在不同条件下有差别(Caron 1991)。在微微型浮游植物占主要优势的贫营养大洋区,微型生物食物网在营养物质再

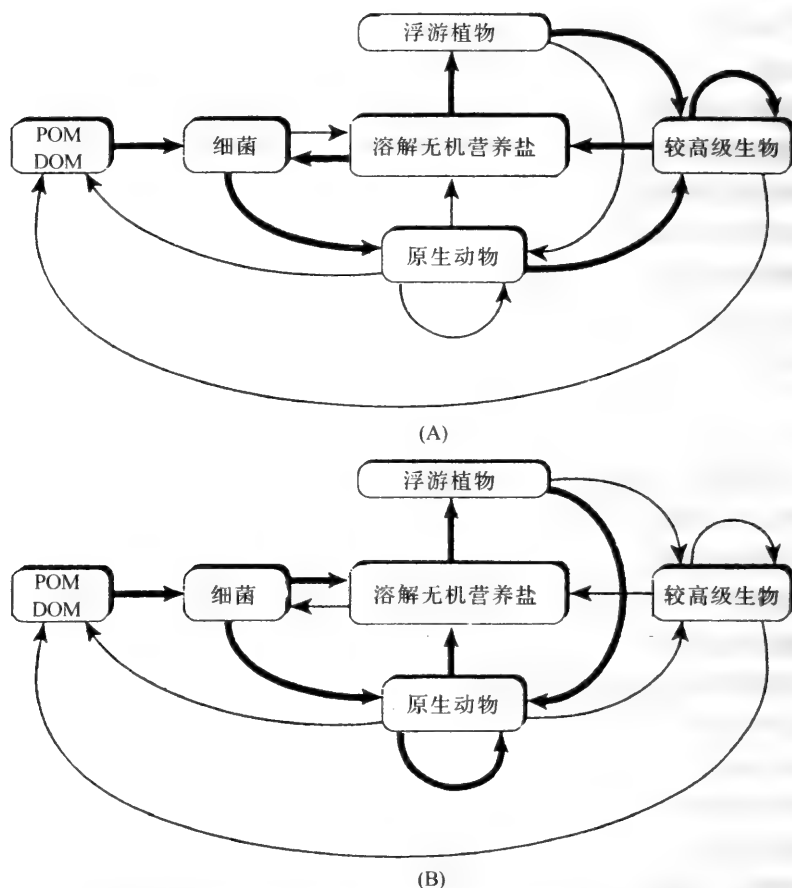


图 9.1 通过微型生物食物环的营养循环模型(Caron 1991)

(A)示有较高的营养物质传递效率；(B)示有较高的营养物质再生效率

箭头粗细表示营养物质流途径的相对大小

循环中的作用更为明显。

(三) 有机凝聚体(the organic aggregates)

海洋有机碎屑分解过程中,通过细菌的作用而凝聚为絮状物,其原始成分主要是粪粒、被囊动物有尾类的“住屋”及其他有机碎屑,这种絮状物多呈白色,故称海雪(marine snow),其大小差别很大,多数介于 $50 \sim 1000 \mu\text{m}$ 之间。凝聚体内部的有机物质含量、微型异养生物(包括细菌和微型食植者)的数量、无机营养盐含量以及代谢活性等都比周围海水高几个数量级。它们普遍存在于沿岸和大洋中,较大的凝聚体内具有自养和异养相互作用的“群落”,而小的

凝聚体的这种结构相对比较简单。凝聚体可以看成为海洋中漂浮的“沙漠绿洲”(floating “oases”),特别是那些较小的凝聚体,由于它们下沉的速度非常缓慢,可长时间停留在海洋表层,对于营养物质再生以及其他生物化学过程方面都比大的凝聚体有更重要的生态学意义。Glibert 等(1988)在湾流区(Gulf Stream)的初步调查表明,海雪是营养物质快速循环的“活性中心”,不仅其中的 NH_4^+ 浓度很高($>1 \mu\text{mol N/L}$),而且氮的再生速率比其周围海水高几个数量级,可达 $1\sim 8 \mu\text{mol N}/(\text{L}\cdot\text{h})$ 。已有证据表明,沿岸海区浮游植物水华衰落时,大量的凝聚体内部的营养物质的快速再生对维持比周围海水更高的生产力水平有重要意义。

(四) 后生动物(metazoan)

后生动物对海洋生态系统营养物质再生过程也有相当的作用,其中数量很大的浮游动物比较重要。根据 Butler 等(1970)报道,由浮游动物再生的氮(和磷)的数量与其食物丰盛度有关。哲水蚤在冬季浮游植物稀少时,每天排泄的氮相当于其体内含氮量的 2.6%;而在春季,每天排泄的氮量比冬季的增加近 1 倍。不过,与原生动物和细菌等相比较,后生动物在营养盐再生过程中的作用是较为次要的。

第二节 海洋水层有机颗粒物的沉降与分解

一、水层中颗粒有机物的沉降与分布

海水中悬浮的颗粒有机物(POM)主要是浮游生物的粪粒、皮壳、尸体等有机碎屑,此外,细菌、浮游植物、原生动物和浮游动物等可视为活的颗粒有机物。细菌和微微型自养生物的个体都很微细,被原生动物摄食后形成较大的粪粒,浮游植物被浮游动物摄食后也形成更大颗粒。

POM 的沉降速率与粒径大小有关。细菌和超微型浮游植物的沉降速率几乎等于零,较大的浮游植物细胞每天下沉 1m 至几米,它们比较容易漂浮在表层。那些微型和小型浮游动物产生的粪粒也不大,容易在真光层内分解(营养物质再循环),不能形成真正意义上的有机碳沉降通量。浮游动物个体大小不同,排出的粪粒大小和沉降速度也就不同(桡足类的粪粒沉降速度约为 $5\sim 225 \text{ m/d}$),因此,浮游动物的粪粒就成为 POM 到达海底的重要途径。例如,南极磷虾(大磷虾 *Euphausia superda*)的粪粒在大洋构成的碳垂直通量可达

1.5 Gt/a。

另一方面,那些具有垂直洄游的浮游动物可能通过昼夜垂直移动而将营养物质由表层带到下层,这些营养物质就不可能被表层浮游植物所利用。从各个海区获得的数据表明,由这种现象引起的垂直氮通量可能与沉积物捕捉器测定的颗粒氮通量的数值差不多,后者的通量一般估计相当于表层浮游植物氮产量的 10%~20%。

POC 数量在大洋区的垂直分布规律是:表层及次表层数量丰富,其下方逐渐减少,而在深洋水中一直保持着相对恒定的低含量状态。这种情况表明,一些较不稳定的有机化合物在表层之下就很快被异养微生物所消耗与降解,因此,水层越深意味着 POC 被食碎屑动物或微生物消耗的时间越长,所剩的 POC 就越少。据估计,在浅水区大约有 5%~50% 的初级生产能量到达海底,而在大洋区,这个数值只有 0.8%~9%。

POC 从真光层向下输出通量(在稳定的系统中即为新生产力)在不同海区以及同一海区的不同季节有很大差别,主要受营养盐供应方式、初级生产力高低及初级生产者粒径组成、海水的平流扩散和垂直混合程度的影响。通常 POC 从真光层向下的输出通量是从大洋区向浅海区递增的。在很浅的近岸内湾,POC 含量很丰富,而且从表层到底部的垂直分布比较均匀。

二、海洋水层营养盐再生效率

在氧气充足的海洋水层中,有机物质通过异养细菌等分解者生物的摄食和代谢作用而氧化、分解为无机营养盐,供真光层浮游植物再利用,这一矿化过程的速度是比较快的。下面以氮营养盐再生为例加以说明。

(一) 真光层内氮的再循环

海洋真光层氮的再生研究结果多数是根据再生生产力的概念,以 NH_4^+ 的同化作用代表再生生产力,因而再生生产力大小与真光层内 NH_4^+ 的再生效率是一致的。沉积物捕捉器的数据也被用来推算真光层氮的再生效率。沉降的有机物颗粒离开真光层的输出通量就是未在真光层完成营养物质再矿化作用的数量。

Eppley 根据已有 ^{15}N 法的资料,提出从全球海洋来看,真光层氮的再生效率约为 80%,并呈从沿岸向外洋逐渐增加的趋势。在沿岸浅海区,真光层内氮再生效率只有 50% 左右,而在贫营养的大洋区,真光层内的再生效率可达

80%~90%。Martin 等(1987)以沉积物捕捉器方法估计全球海洋真光层内氮的再生效率为 85%,与上述 Eppley 的应用¹⁵N 法的估计基本上是一致的(表 9.1)。

表 9.1 海洋真光层营养物质再生效率的估计(引自 Harrison 1992)

海区	深度/m	初级生产力/[gC/(m ² ·a)]	再生效率/%	作者
开阔大洋区	<200	25	94	Eppley & Peterson (1979) (¹⁵ N; 初级生产力)
过渡区	<200	51	87	
辐散区/亚极区	<200	73	82	
沿岸区 (inshore)	<200	124	70	
浅海区 (neritic)	<200	365	50	
全球海洋	<200	19~24 Gt	80~82	
开阔大洋区	100	130	86	Martin et al. (1987) (沉积物捕捉器)
沿岸区	100	250	83	
上升流区	100	420	80	
全球海洋	100	51 Gt	85	

另一方面,很多研究表明真光层内的再生效率也与初级生产力水平有密切关系,初级生产力水平越高的海区,真光层内的再生效率越低,同时再生效率也有明显的季节变化(图 9.2)。

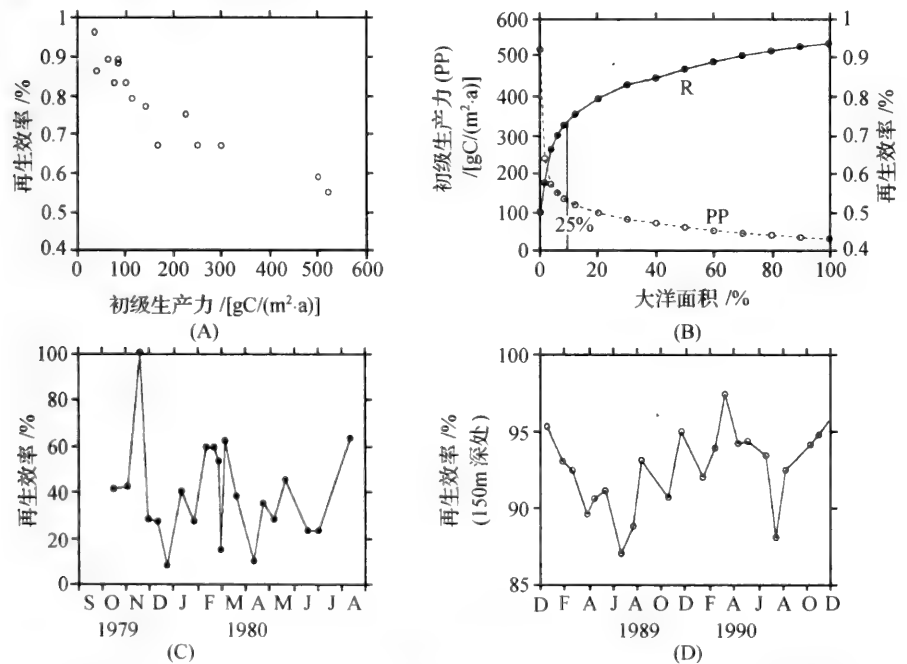


图 9.2 海洋真光层营养物质再生效率(引自 Harrison 1992)

(A)再生效率与初级生产力的关系;(B)不同的初级生产力和再生效率所占海洋面积的比例,图中 25% 垂直线表示海洋初级生产力总量的 25% 是在占海洋面积 10% 的海区生产的,而在其余 90% 的海洋面积中,其初级生产力中的 75% 是在真光层内完成再矿化过程;(C)沿岸水域(Vineyard Sound)再生效率的季节变化;(D)大洋区(BATS Time Series Station)再生效率的季节变化

不同方法所测定的营养物质再生效率结果差异的原因已有一些解释。例如,由于局部海区水体向下混合而增加悬浮颗粒有机物向下传输的数量,就会导致测定的真光层再生效率下降。同样的,溶解有机物的向下传输也可能降低真光层的再生效率。还有,浮游动物的昼夜垂直移动习性,也可能使真光层营养物质再生效率的分析更为复杂。总之,应用不同研究方法产生的再生效率结果的差异及其影响因素等问题,还有待进一步探讨,才能更为确切地反映海洋营养物质再循环的时空分布。

(二) 真光层下方的营养物质再生

真光层下方营养盐再生速率随深度增加而下降,说明有机物在到达海底之前大部分已完成再矿化作用。根据太平洋区沉积物捕捉器调查数据估计,离开真光层的颗粒物质中,大约 90% 在 1500 m 以内完成再矿化,其他大洋区

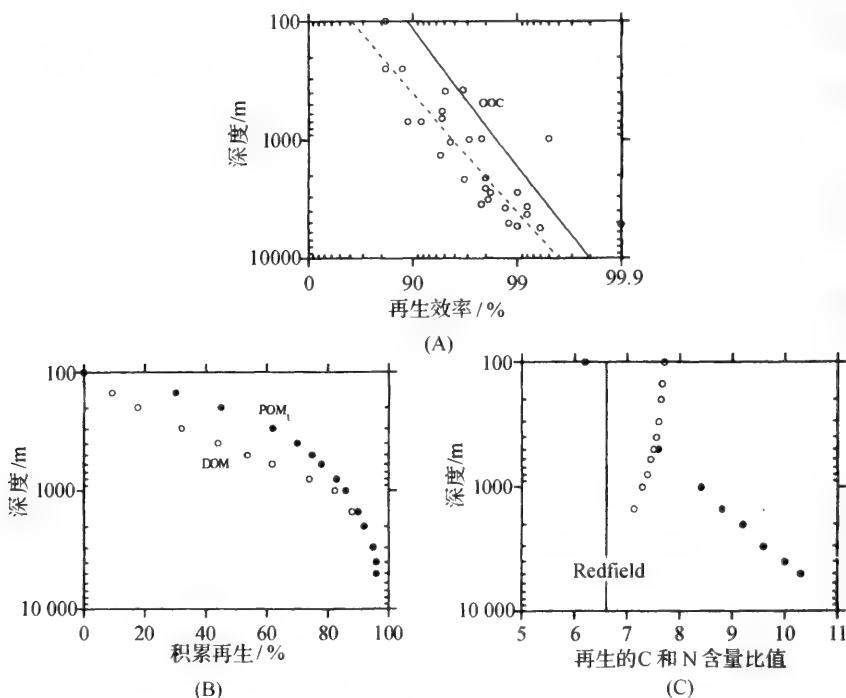


图 9.3 深海区的营养物质再生(引自 Harrison 1992)

(A) 营养再生效率(以初级生产的百分比表示)随深度的变化; (B) 真光层下方积累再生效率; (C) 有机物质再矿化中的 C 和 N 含量比率(空心圆点表示 DOM, 实心圆点表示 POM)

的情况也基本类似(Martin et al. 1987)。而且,颗粒有机物中氮的消失更快,因此,其C和N含量的比率随深度增加而逐渐提高(图9.3)。

真光层下方溶解有机氮的再矿化作用,同样也随深度增加而下降。但是由于溶解有机物浓度大大超过颗粒有机物的浓度,因此溶解有机物在营养物质再生中的作用更为重要。Toggweiler(1989)估计,太平洋温跃层下方再生的 NO_3^- 有80%是来源于DON的再矿化。从图9.3(C)可以看出,溶解有机物的C和N含量再生比率随深度增加只有稍微的差异,而且是更接近 Redfield 比值,与颗粒有机物分解时的组分变化不一样。

第三节 沉积环境中有机物质的分解和营养盐再生

一、底栖-水层系统耦合

海底和水层这两个巨大环境系统之间是相互联系的整体。所谓底栖-水层耦合(benthic-pelagic coupling)就是指海洋生态系统通过能流和物流的传递而将水层系统和底层系统融为一体的各种相互作用的过程,我们可以从以下几方面来分析这种耦合过程:

① 海洋绝大部分的底栖生物群落是处于黑暗无光、不能进行光合作用的海底,它们都将依赖于真光层光合作用所生产的有机物质为生。这些未被水层消耗的有机颗粒通过下沉到底部(或依靠海流从近岸输送到深海底部),成为底栖动物直接或间接的食物来源。同时,下沉的有机和无机颗粒也形成底栖生物生活的基质(沉积物)。

② 在浅水区,部分水层生物则摄食浅水层的底栖生物,附生底栖植物的渗出物和碎屑也可为浮游植物和浮游细菌提供所必需的营养物质。底部海流引起沉积物的再悬浮,使底栖单细胞藻类和覆盖着细菌的沉积物颗粒可充当浮游动物的食物源。某些鱼类,其食物中往往含有大量的沉积物有机成分。例如,渤海斑鲽从吞食沉积物获得有机食物,梭鱼主要摄食底栖硅藻,而沟鲹则是典型的底栖食性。巴伦支海著名的渔业对象鳕鱼也是大量消耗底栖虾类和其他底栖鱼类。

③ 海洋浮游生物和底栖生物通过其不同的生活史阶段既利用水层又利用底栖环境。许多无脊椎底栖动物产生浮游幼虫,通过海水流动得以扩散以利用水层空间和食物。相反的,一些浮游生物(如硅藻类、桡足类等)在环境不利时产生休眠孢子、胞囊或休眠卵下沉,在沉积物中保持休眠状态,直至环境

条件有利时才“恢复”到游动或漂浮阶段。

④ 从表层下沉到达底层的有机物质不仅为深水底栖生物群落提供食物来源,同时通过底栖系统内生物的分解作用释出无机营养盐,最终又回到表层水为浮游植物所利用。

底栖-水层耦合是很复杂的生态过程,包括生物的、水文的作用以及不同海区、不同季节的各种变化,因而对这类生态过程尚有很多内容值得进一步深入研究。下面仅从底栖滤食和食底泥动物活动的角度讨论它们在底栖-水层耦合过程中的一些作用。

① 滤食性动物通过摄食活动去除水层中的 POM 使之作为粪球被沉降到沉积物表面或内部,这一过程就称为生物沉降。滤食动物的生物沉降作用有加速水层有机颗粒沉降的作用。例如两种滤食性双壳类菲律宾蛤仔和缢蛭的生物沉降率与天然沉降率的比率最高为 4.3:1,最低为 1.4:1,平均为 2.8:1(周宇等 2000)。同时,由生物沉降作用进入沉积物表面的颗粒会因退潮而再悬浮起来(Widdows et al. 1998)。这种加速 POM 沉降以及再悬浮的过程一方面表明生物沉降在沉积物-海水界面物质交换方面比天然颗粒沉降作用更为重要,同时这种反复过程实际上意味着 POM 的反复被利用。

② 食底泥的底栖动物通过摄食、建管、筑穴以及对沉积物的搬运、混合过程改变了沉积物的物理化学性质,称为生物扰动(bioturbation)。这种生物扰动过程促使洞穴(或管道)周围的间隙水得到充氧和大大增加沉积物的含水量,从而促进粪球的形成和再悬浮,而且对不同类型微生物的分布和活动有重要影响。结果可能提高微生物分解者的有氧呼吸比例,从而加速 POM 的矿化速度。另一方面,生物扰动也可能促使 POM 与较深层沉积物混合,在那里进行另一类代谢过程,硫酸盐被还原为 H_2S 并且消耗氧气。

③ 食沉积物的动物在吞食底泥时同时将与 POM 联系在一起的细菌、纤毛虫、变形虫、扁虫、线虫的集合体一并吞食进去。有关研究表明,食底泥动物对 POM 的消化率很低,它们实际上主要消化吸收的是细菌、原生动物和小型动物等活的成分,而对相对惰性的成分消化吸收得很少并重新排泄到环境中。这些排泄物能再次被细菌、原生动物和小型动物重新拓殖,并被食沉积物的动物再次利用,反复循环。因此,这些食底泥动物通过摄食活动既起着促进 POM 有效矿化的作用,又有控制细菌和微型分解者数量的作用。

二、海洋沉积物及其栖息生物的垂直结构

图 9.4 表示一个理论上的海洋沉积剖面。

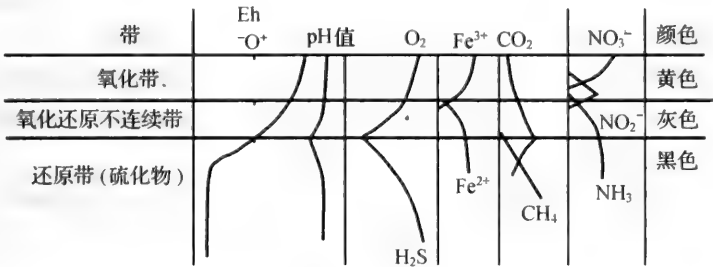


图 9.4 海洋沉积物剖面图(引自 Fenchel 1969)

图中表示 Eh(氧化还原电势)、pH 值以及一些化合物的垂直分布情况。大部分底栖动物出现在氧化层,包括多毛类、双壳类以及一大群很小的动物,如桡足类的猛水蚤类、涡虫类、鞭毛藻、轮虫类、纤毛虫类和线虫类。如果光线可以利用,藻类也会生存。氧化还原的不连续层是化学合成细菌的家,如果有光线透入,亦是光合作用细菌的家。在完全的还原带生活的是厌氧性的细菌,如硫化物还原细菌和甲烷细菌、厌气性原生动物(取食细菌的纤毛虫类)等。

三、沉积物中有机物质的分解作用 和营养物质循环特征

在沉积物表层(包括沉积物-海水交界的上覆水),有机物质通过异养细菌的作用经氧化降解而分解,这是与水层一样的分解过程,终产物是氧化态的无机化合物(如 CO₂、NO₃⁻等)。

在有机碎屑大量进入沉积物的情况下,细菌、真菌、原生动物和其他栖居于沉积物中的生物的耗氧速率比能扩散进来的还快,就在沉积物表面之下出现氧化-还原不连续层和还原层。在这些缺氧区(anoxic areas)有许多厌氧型微生物和兼性微生物(后者既能营有氧呼吸,也能营无氧呼吸)。有机物在缺氧区的分解与矿化过程与上述有氧条件下相比较就有所不同,在缺氧条件下,细菌的降解作用是通过厌氧菌进行的,它们可利用 SO₄²⁻ 和 NO₃⁻ 中的氧,氧化作用是形成高度还原性的化合物(如 CH₄、H₂S 和 NH₃)。由于这些化合物的化学能含量高,所以另一类细菌(称化能自养者 chemoautotrophs)可利用这部分能量来还原 CO₂ 产生新的有机物(见“海洋初级生产力”部分的讨论)。图 9.5 表示需氧和缺氧两种不同的分解类型。

上述缺氧条件有机物降解过程同样也出现于几个特殊的缺氧海区(如黑海从 200 m 深处到海底都是缺氧的)。

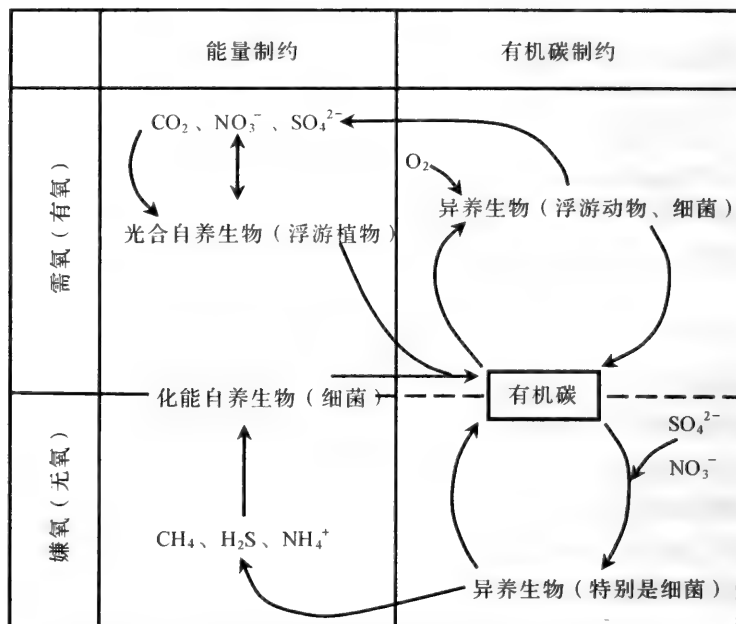


图 9.5 需氧和嫌氧的能量、物质代谢途径的差别(引自 Lalli & Parsons 1997)

应当指出,由于厌氧微生物代谢类型的存在(只有这类微生物能生活在缺氧的系统中),才使得生态系统的分解作用不会中止。虽然这种代谢效率较有氧条件的差,但对整个生态系统来说,这种厌氧代谢却证明是“有效地”利用了能量和物质(Odum 1971)。

底栖细菌、原生动物等固然在沉积物有机物质分解过程中起重要作用,但是其他大型底栖动物的作用也是不可忽视的,因为通过摄食活动促进了营养物质的再生。虽然目前对底栖动物的营养结构总的来说还了解得很少,但可以肯定的是门类繁多的底栖动物会通过摄食、消化和代谢来加速有机物质的分解。例如,沉积物中数量极小的蠕虫类底栖动物的摄食类型非常多样化,有摄食植物或碎屑的,也有肉食性种类。大型底栖动物有以悬浮物为食的和以表层或深层沉积物有机碎屑为食的种类,它们排出的粪粒(与其他有机颗粒比较)更适合细菌的生活,并通过细菌的活动改变粪粒的成分。这些粪粒可反复被底栖动物所利用,这种多次反复过程将促进颗粒有机物的不断分解。此外,大型动物还起着对有机碎屑的“粉碎者”的作用,为其他底栖动物的利用提供条件并可促进颗粒物质的分解。

另外,大型底栖动物的生物扰动作用改变了沉积物环境的特征,从而影响

有机物质的分解过程。例如,多毛类、甲壳类、软体动物和棘皮动物中的一些种类通过其洞穴、管道或活动使其周围间隙水得到充氧,可拓展有氧分解的范围(有氧分解效率高),促进有机物质的分解。当然扰动也可能将有机颗粒和微生物重新混合、分配到更深处。

第四节 碳循环和海洋生物泵

一、碳的生物地球化学循环

碳是构成一切生物体的重要元素,碳循环是一个复杂的、全球性的生物地球化学过程,有关细节在前面已陆续讨论过。这里简要概括海洋生态系统的碳循环过程。

海洋直接与大气接触,而且海水对 CO_2 的溶解度大,因此碳以 CO_2 形式经常在海-气间交换,一般认为,海洋从大气吸收的 CO_2 比释放到大气中的 CO_2 多。大气的 CO_2 除了地球上生物呼吸作用和分解作用的来源外,火山爆发会增加大气 CO_2 含量,特别是人类燃烧石油、煤等化石燃料,使大气中的 CO_2 含量大大增高。

(一) 光合作用与呼吸作用的平衡

碳在海洋生态系统中的循环主要包括光合作用吸收 CO_2 以及呼吸作用和有机物质分解产生 CO_2 两个基本途径。生产者通过光合作用吸收 CO_2 转化为有机碳,同时固定了能量。光合作用生成的有机碳,一部分用于自身的呼吸作用(产生 CO_2),其余的通过食植动物摄食以后,经消化、合成,变成第二营养级的有机碳,然后沿着一个个营养级再消化、再合成而不断传递上去。每一个营养级吸收的有机碳,都有一部分用来构成该营养级的生物量,还有一部分用于呼吸消耗。也就是说,在这个过程中,某些有机碳由生物的呼吸作用而生成 CO_2 排入水中。因此,碳以二氧化碳的形式通过光合作用转变为碳水化合物,并放出氧气,供消耗者所需要,并通过生物的呼吸作用释出 CO_2 ,又被植物所利用,这是循环的第一个途径。

同时,一部分有机碳沿着食物链不断向前传递,最后有机体死亡、分解、生成 CO_2 (或 CH_4)进入海水中,重新又被植物(或化能合成细菌)所利用,参加生态系统的再循环,这是循环的第二个途径。

(二) 海洋生物泵

如上所述,海洋真光层的浮游植物通过光合作用吸收 CO_2 , 将其转化为有生命的颗粒有机碳(living POC), 这些有机碳再通过食物链(网)逐级转移到大型动物。未被利用的各级产品将死亡、沉降和分解, 各级动物产生的粪团、蜕皮构成大量非生命颗粒有机碳(non-living POC)向下沉降。生活在不同水层中的浮游动物, 通过垂直洄游也构成了有机物由表层向深层的接力传递。因此, 真光层内光合作用吸收的 CO_2 就有一部分以颗粒有机碳形式离开真光层下沉到深海底。另一方面, 光合作用产物的相当一部分是以可溶性有机物释放到海水中, 各类生物的代谢活动也产生大量溶解有机物。这些有机物有一部分将无机化进入再循环, 其余的被异养微生物利用后通过微型食物网再进入主食物网, 并可能成为较大的沉降颗粒。上述由有机物生产、消费、传递、沉降和分解等一系列生物学过程构成的碳从表层向深层的转移, 就称为生物泵(biological pump)。

沉积到海底的一部分有机物是很难降解的物质, 它们可能长期埋藏在那里开始成为化石能源的过程, 据估计有 $1.2 \times 10^{16} \text{ t}$ 的 CO_2 以有机沉积物的形式存在。在低温高压和缺氧的海底, 细菌分解有机物生成的 CH_4 可形成白色固体状的天然气水合物, 人们称之为“可燃冰”。据估计, “可燃冰”在海底的储存总量比已知的所有煤、石油和天然气总和还要多, 这部分含碳化合物也暂时离开再循环过程。由于这种可燃冰与石油和煤炭相比, 燃烧时排放的 CO_2 较少且没有烟尘, 因此有的国家(如日本)已计划近期内开发利用。不过, 从生态学的角度看, 可燃冰仍不是“干净能源”, 与燃烧石油、天然气等化石燃料没有本质上的区别, 同样有燃烧产物 CO_2 进入大气。

某些海洋生物的外壳或骨骼含有碳酸钙, 它是 Ca 离子与 CO_3^{2-} 结合形成的不溶性物质, 称为钙化作用(calcification)。例如, 钙板金藻的钙质板、有孔虫的钙质壳、浮游软体动物产生的霰石壳、底栖软体动物的贝壳以及海洋鱼类和哺乳类的内骨骼都含有碳酸钙成分。当生物死亡后, 这些含碳酸钙成分的物质就沉降到海底。此外, 造礁珊瑚也构成大量的碳酸钙沉积。这些过程都实现碳的向下转移, 并使碳离开生态系统的再循环, 称之为碳酸盐泵(carbonate pump), 它实质上也是一种生物泵, 都有去除海水中 CO_2 的作用。据估计, 经过漫长地质年代的积累, 已经有 $5 \times 10^{16} \text{ t}$ 的 CO_2 以石灰石的形式存在于海洋中。

综上所述, 在海水处于垂直稳定状态下, 碳通过从溶解态转化为颗粒态和

随后各种形式的沉降过程,可实现碳从表层向深层的转移,它是由一系列生物过程来完成的。

图 9.6 是碳的生物地化循环示意图。

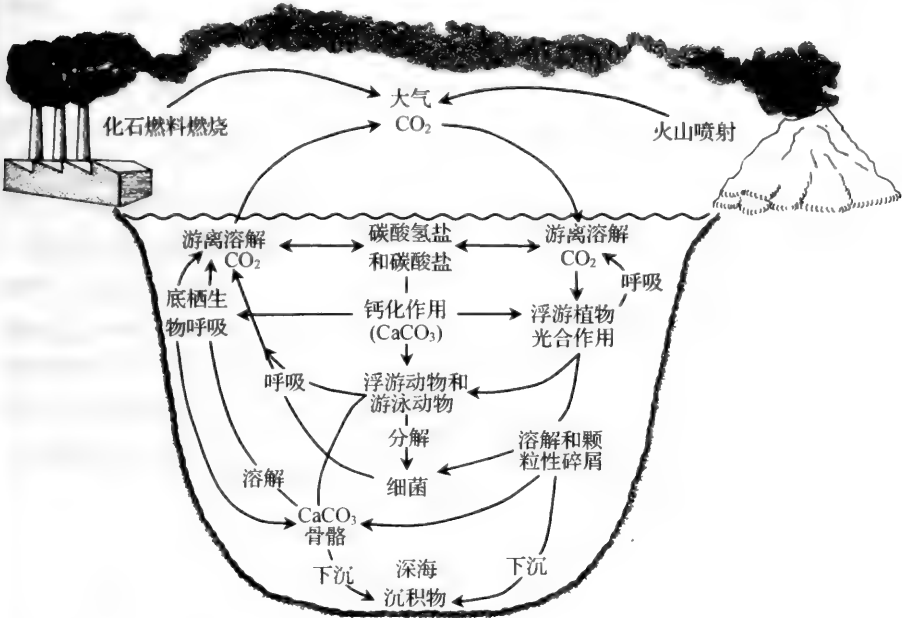


图 9.6 碳循环的基本图解(引自 Lalli & Parsons 1997)

二、海洋生物泵对海洋吸收大气 CO_2 的作用

(一) 海洋净吸收大气 CO_2 的原理

随着工业化的发展,人类大量使用石油、煤等化石燃料,加上森林砍伐和土地使用不当,大气中的 CO_2 含量持续快速增加。据估计,至 2015 年,世界 CO_2 排放量将达到 $94 \times 10^8 \text{ t}$,到 21 世纪中期,大气中的 CO_2 含量将比工业化前增加 1 倍以上。另一方面,陆地湿地、农田和海洋向大气释出的 CH_4 也很可观。 CO_2 和 CH_4 都是很重要的温室气体(greenhouse gases)。一般认为,由此产生的温室效应(greenhouse effect)将可能使气候变暖、海面上升,对全球生态系统和人类生活产生重大影响。有关这方面的报道很多。例如,东京大学海洋研究所等有关研究机构长期以来对日本海盆进行的观测表明,深层海水

含氧量每年均以一定的速度减少。分析这种变化的原因,认为是由于地球暖化使表层海水在冬季无法增密,难以形成与深层水之间的循环。有的学者认为,海水溶解氧若按目前这种速度持续下降,350年后日本海将变成“死海”。

海洋是地球上最大的碳库,海水中的碳是大气中的50倍,因此,人们寄希望于海洋能大量吸收大气中的 CO_2 ,减轻温室效应的危害。

从海洋对大气 CO_2 的调节作用着眼,人们最关心的是上述碳在海洋中的垂直转移过程,如果没有这种转移,海洋是不可能对大气 CO_2 含量起调节作用。虽然大气 CO_2 可能通过空气溶入而进入海洋表层,但其前提条件必须是大气中的 CO_2 分压大于表层海水的 CO_2 分压。如果没有生物泵的作用,大气和海洋表层的 CO_2 分压将很快平衡。另一方面,高纬度低温海水的下沉这一物理过程,虽然可以携带从大气中吸收的 CO_2 进入深层,但是,在赤道上升流区,海水会向大气释放 CO_2 ,从长时间尺度和全球尺度讲,这一物理过程对 CO_2 的收支是平衡的。相反的,海洋生物泵的作用则可能使表层 CO_2 转变成颗粒有机碳并有相当部分下沉,通过这样的垂直转移过程,就可使海洋表层 CO_2 分压低于大气 CO_2 分压,从而使大气中的 CO_2 得以进入海洋,实现海洋对大气 CO_2 含量的调节作用。

(二) 海洋生物泵的效率估计

据估计,当前人类活动释放到大气中的碳约为 $(50\sim60)\times10^8\text{ t/a}$ 。生物泵对调节大气 CO_2 含量的作用和规模到底有多大,迄今尚无一致的估计。全球海洋初级生产的固碳能力(即初级生产力)超过 $300\times10^8\text{ tC/a}$,比前者高出好几倍。但是浮游植物光合作用所利用的碳大部分是在真光层内周而复始循环的(包括动植物的呼吸作用和有机物的分解作用),只有一小部分通过生物泵下沉而由大气来补充。也就是说,从长时间和大空间的尺度看,由气-海界面进入真光层的碳和由真光层沉降到深层的碳两者收支是平衡的,这样才能维持上层生态系统的稳定。

根据由大气补充的碳所进行的初级生产力相当于新生产力的观点,可以探讨海洋对大气 CO_2 的调节效率。海洋新生产力对总生产力的比例(f 比)对于多数海区来说可能变动在0.05~0.15之间。在特别贫瘠的海区(如亚热带涡旋的中央区)可能低于0.05;南大洋的夏季可能超过0.3,其水华期甚至可达到0.8(即80%的初级生产力属新生产力)。据估计,南极大磷虾(*Euphausia superda*)夏季摄食大量浮游植物,同时也产生大量快速沉降的粪团颗粒,其沉降速度可达100~500 m/d。另据现场实验,每1 g体重的磷虾每天排

便(干重)0.044 g,其中含碳 9.35%。假定磷虾只在夏季半年摄食,总资源量按 20×10^8 t 计,仅大磷虾粪便在南大洋构成的碳垂直通量为 15×10^8 t/a。另外,大磷虾蜕皮的沉降碳通量约 1.08×10^8 t/a,以上两项相加的碳垂直通量达 16×10^8 t/a,相当于目前人为因素进入大气的 CO_2 量的 30% 左右,据估计,全球海洋净吸收 CO_2 约为 30×10^8 t/a。

由于各海区 f 比的差别很大,对整个海洋新生产力迄今还只是笼统的估计。同时,气-海界面 CO_2 通量的调查表明,有很多海区(特别是一些热带海区) CO_2 是从海里释放到大气的。例如 1996 年初,日本“凌风丸”号海洋观测船沿着太平洋西部东经 $173^\circ \sim 165^\circ$ 的广大海域观察了大气中和海洋里的 CO_2 含量,调查结果确认太平洋西部与东部有相似的释放 CO_2 海域。在太平洋西部赤道一带,海面至海底 300 m 处的水温比往年高 $1 \sim 3^\circ\text{C}$,并认为这与 CO_2 释放海域的扩大有关。但是从总体上看,海洋是可以在相当程度上起调节大气 CO_2 浓度的作用。据粗略估计,目前由于人为原因释放到大气的 CO_2 约有一半可能被海洋吸收(王荣 1992)。

(三) 提高气-海界面碳净通量的可能途径

提高气-海界面碳通量的主要依据是设想通过提高某些海区新生产力的途径、加速生物泵运转来实现,注意力集中在南大洋。

海洋调查表明,南大洋的营养盐(N、P、Si)补充相当充足,但初级生产力只有亚热带近海区的 1/10 或更少,据 Martin 等(1990)分析,其原因可能是缺 Fe 所致。通常,大洋水中的 Fe 是依靠大陆漂尘来补充,但由于南极大陆 95% 的面积为冰雪覆盖,再加上西风带的阻碍,使南大洋的 Fe 无法依靠陆源漂尘来补充。有人认为,如果南大洋上升流(南极辐散带)由深层向真光层输送的 NO_3^- 能全部被利用的话,可能使气-海界面的碳通量再增加 $(20 \sim 30) \times 10^8$ t/a。即使按 $\text{C}:\text{Fe} = 100000:1$ 计算,每年也仅需要补充 200 000 t 的 Fe。这个数字并不大,从经济上看是没有问题的。据报道,科学家曾将 2 t 铁粉撒进位于澳大利亚霍巴特市西南 1930 km 处的南大洋海域,随后(1999 年初)对该海域进行的 13 d 监测中,发现浮游植物数量和碳含量有稳定的增加。另外,赤道太平洋的东部和西部都是向大气释放 CO_2 的海域,也曾经进行过加 Fe 的类似实验,希望能增加浮游植物的光合作用率以减少 CO_2 排出量。卫星监测证实,加 Fe 确实有促进浮游植物生长的作用。

第五节 营养物质循环

一、氮 循 环

(一) 海水中可溶性氮的化学形态及其相互转化

1. 海水中可溶性氮的化学形态

海水中的无机氮化合物有 NH_4^+ 、 NO_3^- 和 NO_2^- 等,其中还原态的 NH_4^+ 主要是生物代谢产物和死亡分解的终产物, NO_3^- 是氧化态氮的主要形式, NO_2^- 在海水中含量较少(NH_4^+ 氧化或 NO_3^- 还原作用的中间产物)。通常,这些营养盐类在表层水中(由于植物的吸收)含量最低,而在垂直混合期(或有上升流),则可由深水层向上补充(主要是 NO_3^-)。此外,海水中还有大量气态氮(N_2),但只有少量固 N 生物可以利用这种形式的氮。

海水中的可溶性有机氮(DON)组分比较复杂,主要来源于浮游生物和其他海洋生物代谢排出以及死亡后分解过程中的各种中间产物。它们在表层海水中的浓度常常超过无机氮,其化学和生物学特性还不完全清楚。最重要的一类 DON 是氨基酸和尿素 $[\text{CO}(\text{NH}_2)_2]$,但它们的含量比例也很小,氨基酸浓度范围约为 $0.025 \sim 1.4 \mu\text{mol/L}$,而尿素的浓度比氨基酸的高得多。

2. 无机氮化合物的相互转化

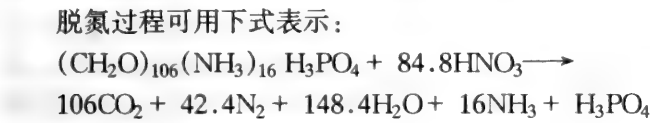
海水中的氨离子(NH_4^+)如果没有被浮游植物所吸收,则它将被氧化成为亚硝酸根(NO_2^-),并进一步氧化为硝酸根(NO_3^-),此即所谓硝化作用(nitrification)。硝化作用通常与硝化细菌有关,第一步从氨离子氧化为亚硝酸主要是 *Nitrosomonas* 这一属的细菌参与,而第二步氧化则主要与 *Nitrobacter* 属的细菌有关。不过,从氨氧化为硝酸的反应,按照热力学的趋势,也可以自发进行,并且在达到平衡时, NH_4^+ 已基本上转化为 NO_3^- :



以上反应其自由能都是减少的。 NH_4^+ 氧化成 NO_3^- 主要是在活跃的光合作用层进行的;在较深的水层,绝大多数是以 NO_3^- 的形式存在,那里只有少量由浮游动物和游泳动物排泄的氨。这里需要指出的是,上述转化与浮游植物的繁殖周期及茂盛程度密切相关。当浮游植物繁殖旺盛时, NH_4^+ 来不及转化为 NO_2^- 及 NO_3^- ,此时,将构成 NH_4^+ —浮游植物(有机 N)—浮游动物(有

机 N)—NH₄⁺ 的直接循环,则 NH₄⁺ 转化为 NO₃⁻ 就比较不充分,这就是生物活动在一定条件下对海洋中的化学反应达到热力学平衡状态有影响的例子。

与上述硝化作用相反,某些脱氮细菌可以还原硝酸根和亚硝酸根,这个反应可以进行到产生分子氮(N₂)为止,特别是在缺氧的情况下,这种反硝化作用或称脱氮作用(denitrification)就很突出。



(二) 植物对氮的吸收与无机氮再生

1. 海洋植物对各类氮物质的吸收

无机氮盐都可以被植物细胞所吸收,但是通常认为,植物首先吸收的是氨氮,后者对植物吸收硝酸氮有抑制作用,这已被很多实验证实了。氨离子被植物吸收并且可以不改变氮的价态被结合成氨基酸分子,而对于硝酸根离子来说,则必须经过硝酸还原酶和亚硝酸还原酶的还原作用才能结合成氨基酸分子:

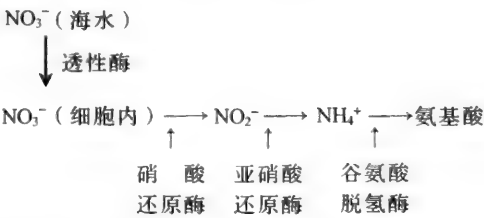


图 9.7 硝酸根离子转变为植物细胞内氨基酸的生化过程示意图

通常认为,只有当介质中氨离子几乎耗尽的时候,才会出现大量吸收硝酸氮的过程。极少数藻类可能由于缺乏硝酸还原酶而不能利用环境中的硝酸盐。

植物对 NO₂⁻ 的吸收动力学与 NO₃⁻ 的一样,并且对 NO₂⁻ 的吸收也同样受 NH₄⁺ 的抑制。

海洋中有一些蓝藻具有固氮作用,能吸收分子氮(N₂)。固氮生物(主要是蓝藻)有营自由生活的,也有与其他初级生产者(如根管藻、角毛藻)共生、或与动物(如船蛆、海胆)共生。固氮藻类在营养盐贫乏海区的有机物生产具有重要意义。例如,在硅藻细胞内共生的蓝藻,由于后者的固氮作用,增多了硅

藻的营养物,从而使生活在寡营养的热带海区的硅藻大量繁殖,甚至形成水华。热带外海水域常见的一种能固氮的束毛藻(*Trichodesmium* sp.)能大量繁殖。在研究藻海(Sargasso Sea)氮的收支情况时,曾记录到上述藻类对 N_2 的吸收速率高达 $0.2 \mu\text{mol}/(\text{L}\cdot\text{d})$ 。

2. 氮营养盐的再生

海洋生物由于代谢排泄以及死亡分解而开始营养物质的再矿化过程。生物体氮的代谢产物有相当部分是以氨的形式直接释放到环境中去,即所谓泌氨排泄。代谢废物还包括含氮有机物,这些溶解性有机物也逐渐被分解矿化。另一方面,海洋动物排出的粪团或死亡的尸体等颗粒有机氮在下沉过程中也逐渐被分解矿化(详见上一节)。

(三) 海洋生态系统氮的补充与损失

海洋中氮的循环不是封闭的。大陆径流、固 N 作用和降水等是其补充的部分,而人类收获和含氮物质沉积于海底则是其损失的部分。

1. 氮的补充

① 陆源:大陆径流把一定数量的溶解无机氮盐(包括硝酸盐和铵盐)、溶解的有机氮和颗粒有机氮等带入海洋。大陆径流是某些近岸海域补充氮的主要来源。城市污水输入海里也对沿岸水域补充氮起一定的作用。

② 大气补充:大气层中的闪电和宇宙射线辐射,能把气态氮转变成氨。于是,通过降水把一部分氮补充到海洋中去。不过,相对于其他氮源补充,这部分氮的补充量只有对某些寡营养海区(如马尾藻海)的氮补充才有一些意义。另外,工业生产对大气的污染加剧,雨水中的硝酸- N 含量也随之有所增加。

③ 固氮作用:当海水与大气平衡时, N_2 在海水中的含量很高,可达 $500 \mu\text{mol}/\text{L}$,有些细菌和蓝藻能吸收这种分子氮,结合成自身的含氮物质。在某些海区,这种固氮作用对海水的氮补充有重要意义。例如,在加勒比海,浮游植物生产所需的氮量有20%可通过颤藻(*Oscillatoria*)的固氮作用来提供。这些分子氮进入细胞经新陈代谢合成有机物后,同样可以通过细胞的渗滤作用(或细胞死亡)释入水中,从而使这些外来氮源迅速地加入海洋生态系统的氮循环库。这种情况对于海水有永久性分层的大洋生态系统有一定的意义。

2. 氮的损失

氮从海洋生态系统损失的主要途径是人类收获海洋生物产品。若以年渔获量(湿重)为 100×10^6 t, 其含氮量为 2.5% 计算, 则相当于年损失量为 6.8 mg/m^2 , 相对于其总储量来说, 人类捕捞的损失可以忽略不计。

此外, 海洋中有些碎屑下沉到底部而损失。不过这种损失有时是暂时的现象, 因为湍流可能使这些碎屑再悬浮起来, 至少浅水区是如此。在某些沿岸海区, 有机物质的再矿化作用有 25% ~ 50% 是在沉积物中完成的, 在那里, 有机物分解形成 NH_4^+ , 有一部分通过脱氮作用转变成 N_2 。

海洋生态系统的氮循环概括于图 9.8。

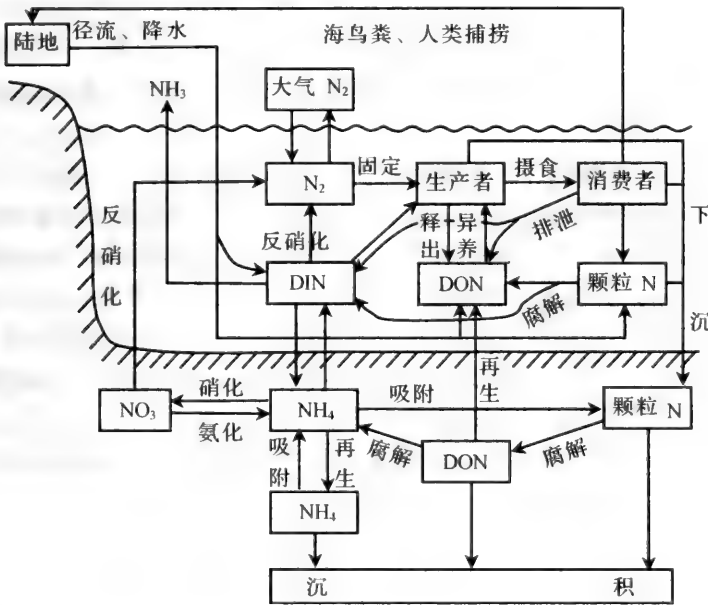


图 9.8 海洋生态系统的氮循环(引自 Valiela 1984)

二、磷 循 环

(一) 海洋环境中磷的化学特性

海水中的磷包括颗粒性磷(POP)(活有机体内的磷和有机碎屑的磷)、溶

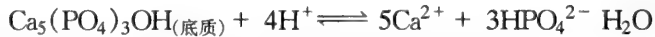
解有机磷(DOP)和溶解无机磷(DIP)。通常,颗粒磷的含量最高。DOP和DIP的含量比例在不同海区或不同季节有变化。例如,在英吉利海峡,冬季DIP含量较高,而在夏季浮游植物繁盛和开始衰老时,DOP的含量就超过DIP。颗粒磷含量高的主要原因是浮游植物对无机磷的快速吸收,在寡营养水域,由于这种快速吸收,DIP在海水中的滞留时间有时只有几分钟。

海水中的溶解无机磷几乎都是以正磷酸盐的形式存在。根据测定其表观离解常数,在盐度33,温度20℃时,大部分(87%)的正磷酸盐是以 HPO_4^{2-} 的形式存在,其次(12%)是以 PO_4^{3-} 存在,而 H_2PO_4^- 的含量是极微的。溶解有机磷主要是磷酸酯类物质,大部分是容易水解的(如ATP),不易水解的组分(如核酸)较少。

值得注意的是,海洋中磷酸盐容易被一些无定形颗粒所吸附,同时又容易与某些金属离子(如 Ca^{2+} 、 Al^{3+} 、 Fe^{3+} 等)形成不溶性化合物。以上两点是引起海水中可溶性磷浓度很低的重要原因,同时也使海洋中磷的动力学复杂化。

在缺氧的沉积物中,由于细菌的作用和 H_2S 的存在, Fe^{3+} 能还原成 Fe^{2+} ,后者对磷酸盐的吸附能力比前者差得多。同时,在高价铁还原成亚铁时,一些无定形的高价氢氧化铁溶解,使之不能吸附磷酸盐,这是促使沉积物磷酸盐溶解的主要机制。溶解态的磷酸盐能从缺氧底质中迁移(扩散)到其上面的水里。虽然在有氧-缺氧的界面有可能一部分形成 FePO_4 再沉淀,同时,可能在上面对氧环境中再被吸附在高铁氢氧化物微粒上,但总的说来,可溶性磷酸盐从缺氧沉积中释出的速率超过再沉淀的速率。

从地质年代的尺度看,深海底的正磷酸盐与底质里的羟磷灰石存在平衡状态:



但从生态学角度看,这些磷酸盐矿石几乎是不可溶的。

(二) 海洋植物对磷的吸收

海洋表层水的磷由于浮游植物的吸收而含量很低(通常 $<1\text{ }\mu\text{mol/L}$),浮游植物对磷酸盐的吸收速率符合米氏方程。

浮游植物吸收的基本上是无机磷酸盐。但是实验表明,很多单细胞藻类[例如三角褐指藻(*Phaeodactylum tricornutum*)、美丽星杆藻(*Asterionella formosa*)等]可以利用有机磷酸盐(特别是磷酸甘油)。其原因是很多浮游植物细胞表面能产生磷酸酯酶(phosphatase),这种酶作用于有机磷酸盐,就生成

能被浮游植物吸收的磷酸根,而其有机部分则仍旧留在环境介质中。应当指出,浮游植物细胞产生这种水解酶与环境的磷含量有密切关系。当海水中无机磷酸盐缺乏时,植物才产生较多的磷酸酯酶。反之,当无机磷酸盐很丰富时,植物细胞生成磷酸酯酶的功能就受到抑制。

环境中的无机磷被结合到细胞内先以葡萄糖-1-磷酸的形式存在,然后这种化合物再转变成其他形式的有机物和多(聚)磷酸。培养实验表明,培养液中磷酸盐过量时,浮游植物细胞内的磷有相当部分是以多(聚)磷酸形式存在。当培养液缺磷时,植物可以水解并利用这些磷化合物,甚至会因水解速度大于它们本身所需要而使磷酸盐积累在培养液中。

(三) 海洋浮游生物在无机磷再生中的作用

当浮游植物和微型生物被各类动物吞食后,这些动物的代谢、排泄和死亡等过程就开始磷的再生。一般认为,在生物体内,磷有两种贮存库,一种是结构比较不稳定的磷化合物,它又可分为两类物质,第一类是像 ATP 这样容易水解的物质,在代谢中不断地释出无机磷,在细胞死亡后,它们又很快地水解成无机磷酸盐。另一类是磷脂和多(聚)磷酸,是组成细胞的结构和贮能的组分,它们在自溶过程中由于酶的作用也比较快地分解。另一种贮存库是包含结构较稳定的磷化合物,例如核酸物质,它占细胞总磷量的 25% 左右,活体时其排出率很低,死亡后在机体自溶过程中也很难水解。

不同类别的生物在无机磷再生中的作用是不一样的,除微生物外,原生动物在磷的矿化过程中起重要作用。原生动物的代谢率很高,有人提出,以单位生物量计算,原生动物排泄的无机磷比甲壳类浮游动物排泄的多 10~100 倍。原生动物每天更新的磷量比其自身含磷量多几十倍,因此,即使原生动物的生物量不大,它们在浮游生物群落中的磷再生过程也起重要功能作用,特别在浮游植物水华之后积累的大量植物细胞的腐解过程中,原生动物的生物量很大,它们对营养盐的再生作用更为重要。

Butler 等(1970)报道,哲水蚤吞食的食物中的磷,用于生长的大约占 17%,以粪块形式排出的占 23%,其余 60% 以溶解形式的磷排出体外。另据报道,浮游动物体中每天有 35%~60% 的磷以无机形式排出体外。中型浮游动物排泄的无机磷,在大陆架水域相当于浮游植物需要量的 15%,在湾流区(Gulf Stream)达 60%。而在浅的海湾仅占 6%。在北太平洋中部,浮游动物释出的磷量相当于浮游植物所需磷量的 55%~183%。通常认为,小型浮游生物的排泄速率比中型、大型浮游生物的排泄速率快得多。在应用³²P 同位

素研究厦门港浮游生物对可溶性磷吸收和再生通量的结果表明,表层海水中小于 200 μm 的浮游生物,其再生(r)量占吸收(u)量的比值有明显的季节变化,冬季 $r / u = 0.27$,春季 $r / u = 0.71$ (朱小明、沈国英 1997, 1998a, 1998b)。

浮游动物磷排泄速率与环境条件有关。例如,当藻类食物丰富时,大量的磷可转移到卵中,以磷脂的形式储存起来,而当食物浓度稀少时,这些储存的脂类物质可作为代谢的能量来源并在代谢中排出体外,因此在这种情况下有较多的无机磷再生进入水中,这在生态学上有重要意义。

细菌在磷的再生过程中的作用,目前意见不甚一致,但可以肯定,对海洋中性质稳定的有机磷化合物的矿化作用是微生物种群在海洋磷循环中的最重要功能,因为其他动物难以执行这一功能。另外,细菌可以消化可溶性有机磷变为本身的成分,再被吃细菌的动物(如原生动物)所消耗和矿化。因此,“溶解有机磷—细菌—动物—无机磷”这条路线可能是水域环境中磷再生的重要途径之一。

浮游植物吸收磷以后,一部分细胞内的有机磷会再释回海水中去。例如,红小环藻(*Cyclotella eryptica*)在培养中快速增长以后,细胞内有机磷含量会下降,而培养液中的有机磷增加。但是,在溶解有机磷达到一定值以后又会下降,这可能是由于细胞分泌磷酸酯酶,在这种酶的作用下,使一部分磷再被植物所吸收。

(四) 海洋水层和沉积物中磷的动态

海洋表层的磷酸盐由于浮游植物的快速吸收,所以浓度很低,另一方面,海洋动物,特别是浮游动物代谢排泄磷的速率很快,加上其他很多矿化途径(包括微生物的作用),使得磷的再生主要在水层内完成。例如,在加利福尼亚沿岸水域,浮游植物所消耗的磷,有 68%~87%是由表层 75 m 内再生的磷所提供。到 700 m 深处,已有 91%~95%的磷完成矿化再生(Knauer et al. 1979)。

在大洋区,从表层以下到永久性温跃层处,磷酸盐的浓度是逐渐增加的,其高峰值的深度通常与 O_2 最小值和 CO_2 最大值的水层一致,也就是说,磷的再生主要是在透光层内完成的。例如,在太平洋,约有 87%的磷也是在 75 m 以内深度再生的,到 1000 m 深处,磷再生量达 99%。

磷酸盐在海底沉积物中的浓度变化很大。在缺氧沉积物中,表层稍下方出现磷酸盐的高峰值,其原因是那里的还原性环境使磷酸盐几乎都能溶解。

在其上方向着沉积表面,磷酸盐浓度显著降低,表示磷酸盐从还原性沉积物中向其上覆水层扩散,从而增加水体中的 DIP 的浓度。据报道,各种类型的海底沉积对其上方水层提供 DIP 的速率在 $15 \sim 50 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{h})$ 的范围。在 Narragansett 湾,通过各种方式可能提供水层初级生产所需磷酸盐量的 50% (Nixon et al. 1980)。在其他沿岸水域也有类似情况,说明由沿岸沉积物中提供再生的 PO_4 是具有重要意义的,同时说明在沿岸生态系统中,由于再生过程活跃,只有很少量的磷可能永久性地沉积在底部。

(五) 海洋生态系统的磷循环

上述海洋生态系统磷循环过程概括于图 9.9。

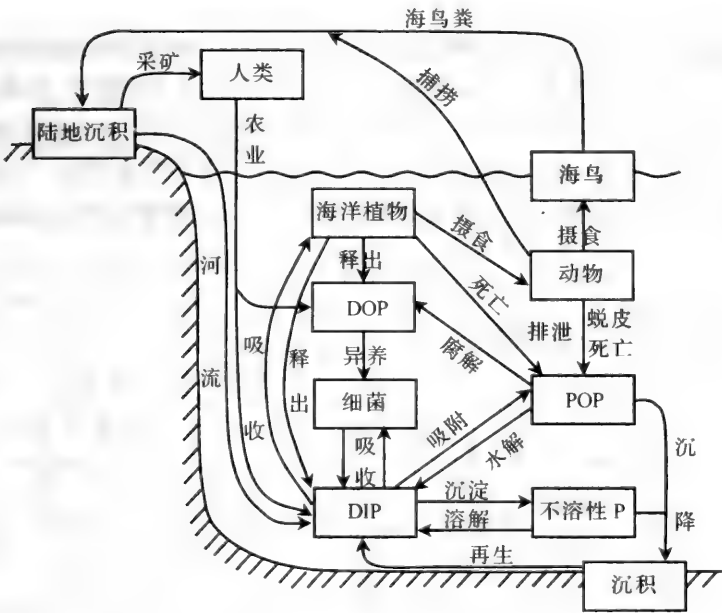


图 9.9 海洋生态系统的磷循环(引自 Valiela 1984)

海水中的无机磷酸盐主要是被植物所吸收,其次细菌也可能吸收一部分。海洋植物除吸收无机磷外,同时也可能吸收有机磷(通过磷酸酯酶的作用)。植物细胞内的磷通过食物链传递给植食性动物和肉食性动物,还有一部分植物细胞死亡成为碎屑下沉,这部分颗粒磷通过水解与细菌的作用最终形成无机磷供植物再利用。浮游动物及其他海洋动物从食物中获得磷,通过动

物的代谢活动,一部分直接以无机磷形式排出,另一部分可溶性有机磷以及它们排出的粪块、外壳和死亡尸体所组成的颗粒有机磷,也可通过水解与细菌的作用逐渐降解为无机磷。有一部分颗粒有机磷来不及完全分解就下沉到底部成为沉积物,但是湍流可能使这些碎屑重新回到水层中去。沉积物中的磷有一部分是可溶的,但是也有部分磷与钙盐形成永久性沉淀,离开了循环。另外,人类收获物与海鸟粪是离开海洋生态系统循环的一小部分磷,而来自大陆的河流与排水,则有助于增加海水(至少在沿岸水域)中的磷含量。

三、硫 循 环

(一) 硫循环的基本过程

硫也是生物体内蛋白质和氨基酸的基本组分。硫循环既属沉积型,也属气体型。硫的主要蓄库是岩石圈和束缚在有机和无机沉积物中,沉积物的硫酸盐主要通过自然侵蚀和风化或生物的分解以盐溶液形式进入陆地和海洋生态系统。另一方面,有相当多的硫以气态形式在大气中自由移动,人类燃烧化石燃料将蓄库中的硫以 SO_2 形式释放到大气中,火山爆发也将岩石蓄库中的

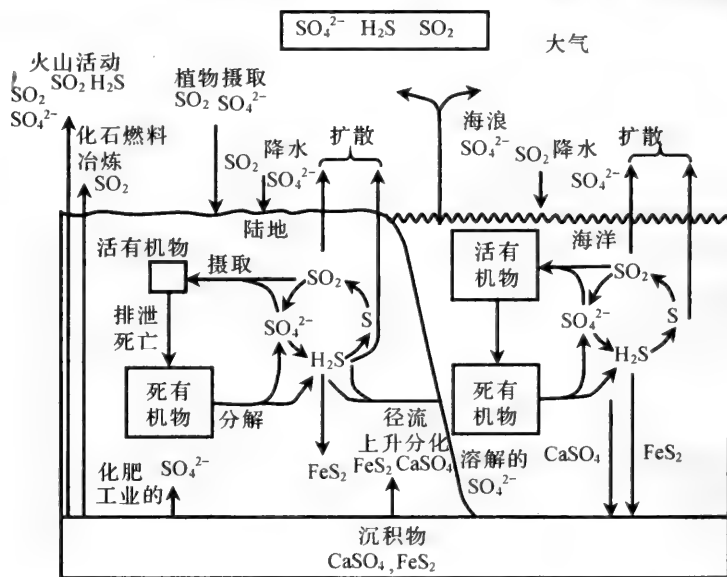


图 9.10 硫的全体循环(Ehrlich et al. 1987,转引自蔡晓明 2000)

硫以 H₂S 形式释放到大气中。这些含硫化合物溶于水成为弱酸,随降雨(酸雨)到达地面和海洋。因此,硫循环是在全球规模上进行的,有一个长期的沉积阶段和一个短期的气体型阶段。

海水中的溶解态硫主要以 SO₄²⁻ 的形式被植物所吸收利用,成为某些氨基酸(如胱氨酸)的成分,再由生产者转到消费者。动植物死亡后,蛋白质在有氧条件下经微生物分解并氧化形成 SO₄²⁻ 进入再循环供生产者生物吸收;或在缺氧条件下分解形成 H₂S。沉积物中的一些紫色细菌能将 H₂S 氧化成 SO₄²⁻, 无色硫细菌既能将 H₂S 氧化为 SO₄²⁻ 也能形成元素硫。

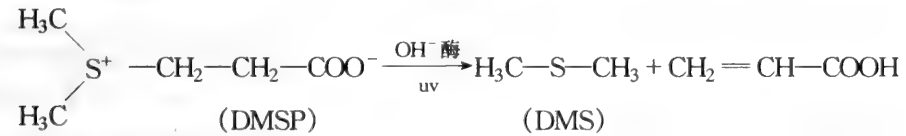
硫的循环途径表示于图 9.10。

(二) 海洋二甲基硫的产生过程及其与气候关系

海洋产生的二甲基硫(DMS)的去向及其作用已成为全球气候变化的重要研究课题之一,备受人们的关注。

1. 海水中 DMS 的产生过程及分布

海水中的二甲基硫(DMS)主要来源于海洋藻类。海藻摄取环境中的硫合成半胱氨酸、胱氨酸或直接合成高半胱氨酸;经高半胱氨酸进一步合成蛋氨酸。蛋氨酸经脱氨和甲基化作用形成二甲基硫丙酸(DMSP),这是 DMS 的前体。DMSP 在藻体内可起调节细胞渗透压的作用,在微型和大型藻类细胞中都有发现。DMSP 再经酶分解就产生 DMS 和丙烯酸(最近发现紫外辐射也会促进 DMSP 的分解):



浮游植物细胞内的 DMS 可释入海水中,而未分解的 DMSP 经浮游动物捕食作用也释入海水中,借助于微生物的活动,通过酶促反应,将 DMSP 转化成 DMS。

DMS 广泛分布于海洋水体中,其含量与初级生产力和浮游植物的分布有关。据报道,大洋海水 DMS 的平均浓度为 1.4~2.9 nmol/L,沿岸、河口和极地海的含量高于开阔海洋,而南极海域 DMS 的产量估计是全球的 10%。

大洋水体 DMS 主要分布在真光层,真光层下方的含量极微,深海 DMS 的含量为 0.03~0.015 nmol/L。

2. 海水中 DMS 的去向

海洋中 DMS 的消除主要有三个去向(图 9.11):

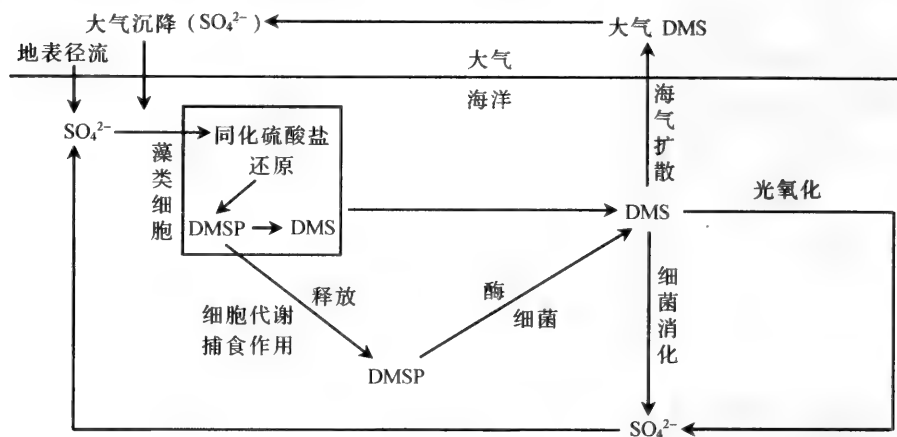


图 9.11 海水中 DMS 的生产和降解过程(蒋林 1997,转引自蔡晓明 2000)

- ① 光化学氧化:海洋表层 DMS 可通过光氧化形成 SO_4^{2-} , 据估计,全球表层海水 DMS 被光氧化破坏的速率约为 $0.15 \text{ mg S}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$;
- ② 向大气排放:全球平均海-空通量约为 $0.20 \text{ mg S}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$;
- ③ 微生物降解:DMS 可通过细菌消化降解最后也形成 SO_4^{2-} 。在热带太平洋海域,DMS 通过微生物的降解速率比海-空交换速率要大。

3. DMS 与气候的关系

海洋浮游植物释放的 DMS 在海水中形成一个巨大的 DMS 库。DMS 进入大气后,主要被 OH 自由基氧化生成非海盐硫酸盐(NSS-SO_4^{2-})和甲基磺酸盐(MSA)。这些化合物容易吸收水分,可以充当云的凝结核(CCN)。由于 CCN 对云层的形成是很灵敏的,所以海洋 DMS 大量进入大气后会直接增加 CCN 的密度形成更多的云层,从而增加太阳辐射的云反射,使地球表面温度降低,这是与温室效应相反的过程。所以,一般认为海洋生物产生 DMS 具有起控制或调节气候的作用,并称之为 DMS-气候链(蔡晓明 2000)。

据估计,全球天然(海洋+陆地+火山等)DMS 输入大气的量为 0.78 Tmol S/a ,其中由海洋表层输入大气的为 $0.5 \pm 0.3 \text{ Tmol S/a}$,约占总输入量的 $2/3$ 。

本章提要

1. 分解作用是生态系统的重要功能之一,动、植物死亡尸体、动物排出的粪粒等有机颗粒通过分解者生物的作用逐渐降解,最后形成无机物质。糖、脂类和蛋白质比较容易分解,而纤维素、木质素和动物的几丁质、骨骼等较难分解。颗粒有机物的分解包括可溶性物质的沥滤、微生物的降解和异养生物的反复消耗等一系列复杂过程。分解作用是与光合作用相反的过程,生态系统通过分解作用保持生产和分解的平衡,使营养物质得以在系统中不断循环。

2. 生态系统中营分解作用的生物是很广泛的(没有一种分解者能完整地将动、植物尸体完全分解)。细菌是很重要的一类分解者,具有分解不同有机质的酶,吸收分解过程中产生的溶解态有机物,并通过代谢释出无机营养盐。细菌在底物氨基酸含量很低时可能同时吸收 NH_4^+ 。此外,真菌可逐渐分解木质素、几丁质等难分解物质。微型原生动物是海洋中另一类重要分解者,其相对生物量的代谢速率很高,营养物质的排泄率比大部分后生动物高 1~2 个数量级。后生动物(如桡足类)对营养物质的再生也有一定作用。

3. 海水中漂浮着大量“海雪”,这种有机凝聚体大小多数介于 50~1000 μm 之间,较大的海雪内部形成自养和异养相互作用的“群落”,是水层营养物质快速再生的“活性中心”,其营养物质再生速率比周围海水的高几个数量级。由于海雪下沉速度很慢,因此是透光层营养物质分解与再循环的重要结构。

4. 微型生物食物环是营养物质向较高营养级流动的一个环节,同时其内部也是营养物质再生循环的一个复杂系统,在贫营养大洋区,微型生物食物环在促进营养物质分解和再循环中的作用比浅海区更为重要。

5. 海洋水层中颗粒有机物主要是浮游生物的尸体、粪粒、皮壳等,它们将不断分解并逐渐下沉,其下沉速度(也即在水层中滞留时间)与碎屑颗粒大小有关。在贫营养大洋区,颗粒有机物的营养物质大部分在透光层内就完成矿化作用,只有极少量的颗粒有机物能沉降到很深的海底。在浅海区因为水浅且颗粒有机物粒径较大,平均约有 50% 在水层中完成矿化作用,其余的颗粒有机物到达海底,在沉积环境中继续分解过程。

6. 颗粒有机物到达底部后在沉积物表面和沉积物-海水界面的上覆水中继续进行与水层一样的分解过程,终产物是氧化态的化合物(如 CO_2 、 NO_3^- 等)。在沉积物内缺氧带,由厌氧细菌进行无氧分解,终产物是还原性化合物(如 CH_4 、 H_2S 和 NH_3 等)。细菌无疑是沉积有机物的主要分解者,但各类底

栖动物通过对有机颗粒反复的摄食活动从而对沉积物中有机物质的分解有重要贡献。

7. 海洋生态系统碳循环的基本途径就是光合作用(包括化学合成)与呼吸作用(包括有机物分解产生的 CO_2 和 CH_4) 的平衡,因此并不改变海水中的 CO_2 浓度。但是通过生物泵的作用,海洋中的有机物不断向下传输,一部分难降解的有机物将长期埋藏在海底,开始形成化石能源的过程。另一方面,通过碳酸盐泵使一部分可溶性碳形成碳酸钙沉积,也离开海洋生态系统的碳循环。因此,海洋通过生物泵对大气 CO_2 就可能有净吸收作用,这是海洋缓解全球温室效应的重要功能。

8. 海水中可溶性氮以无机氮盐、有机氮和分子态氮的复杂形式存在,各种无机氮在细菌作用下通过硝化作用和反硝化作用相互转化。无机氮盐是最重要的营养盐类,常是海洋初级生产力的限制因子。具有固氮作用的一些蓝藻可利用 N_2 。生物的排氮作用和死亡尸体的分解作用最终形成无机氮盐。大陆径流、雨水以及固氮作用可补充海洋的无机氮盐含量,而人类捕捞的渔获物是海洋氮含量损失的主要渠道。

9. 海水中可溶性磷化合物包括溶解有机磷和无机磷酸盐,两者的化学形式都比氮简单,无机磷几乎都是以正磷酸盐的形式存在,并且易被一些无定形颗粒所吸附,也易与某些金属离子形成不溶性化合物。海洋植物可通过磷酸酯酶将有机磷水解再供本身吸收利用。生物死亡尸体分解过程中大部分磷是容易水解的化合物。在还原性底质中磷酸盐的溶解度大大提高,对沿岸水域补充磷酸盐具有重要意义。

10. 海水中的溶解态硫主要以 SO_4^{2-} 的形式存在并被植物吸收利用,成为某些氨基酸的成分。动、植物死亡后蛋白质在有氧条件下经微生物分解成 SO_4^{2-} 进入再循环,在缺氧条件下形成 H_2S 。植物细胞内含有的二甲基硫(DMS)可释入海水中,海水中的 DMS 有一部分进入大气后逐渐形成云的凝结核,从而增加太阳辐射的云反射量,使地球表面温度下降(与温室效应相反的过程)。

11. 概念与术语:矿化作用(mineralization),分解作用(decomposition),沥滤阶段(leaching phase),分解阶段(decomposition phase),耐蚀阶段(refractory phase),海雪(marine snow),底栖-水层耦合(benthic-pelagic coupling),生物扰动(bioturbation),生物泵(biological pump),钙化作用(calcification),碳酸盐泵(carbonate pump),温室气体(greenhouse gases),温室效应(greenhouse effect),硝化作用(nitrification),脱氮作用(denitrification),磷酸酯酶(phosphatase)

思考题

1. 什么叫生态系统的分解作用? 为什么说如果没有分解作用, 生态系统就会崩溃?

2. 根据细菌和微型动物在生态系统分解作用中的功能特征说明“海雪”是营养物质再生作用的“活性中心”。

3. 试分析富营养海区 and 贫营养大洋区的微型生物食物环在营养物质再生作用中的差异?

4. 分析说明海洋沉积环境中需氧和厌氧两类有机物分解作用及终产物的差异?

5. 什么叫海洋生物泵? 说明海洋生物泵(包括碳酸盐泵)对吸收大气 CO_2 、缓解全球温室效应的作用机理。

6. 有些海洋底部有“可燃冰”, 人们试图开发利用它, 试问“可燃冰”是什么? 把它拿来作燃料有没有生态学意义上的好处?

7. 氮在海水中有哪些存在形式? 无机氮在什么条件下可以相互转化?

8. 磷酸盐有哪些物理化学特性影响它在海水中的浓度(除浮游植物吸收外)?

9. 试说明海水中二甲基硫(DMS)的来源、去向以及它从海洋输入大气后可能对全球气候变化的效应。

第十章 海洋主要生态系统类型

学习目的:本章学习目的在于了解沿岸、浅海区生态系统的一般特征,掌握潮间带沙滩、岩岸、河口、盐沼、红树林、大型海藻场、珊瑚礁、沿岸上升流区以及大洋区生态系统的环境、生物群落和能流、物流基本特征,了解热液口这类特殊生物群落的特点及其与海洋其他生物群落在有机物生产等方面的重要区别。

海洋水层和底栖系统是一个统一整体。前面各章介绍水层的内容较多,本章着重讨论底栖生态系统类型。为了叙述方便,也有少量内容涉及水层系统。

第一节 沿岸、浅海生态系统概述

一、环境特征

沿岸、浅海区包括从潮间带至大陆架边缘内侧的水体和海底。

潮间带(intertidal zone)是海洋与陆地之间的过渡带,交替地暴露于空气和淹没于水中,因而这个区域是温度变化(包括日变化和季节变化)最剧烈的区域,海水的盐度也由于蒸发、降水和大陆排水而呈现很大的变化幅度。此外,波浪、潮汐的冲刷作用很明显,底质也很复杂。沿岸潮间带有岩岸、沙滩和泥滩及其混合过渡底质。不同类型的底质栖息着与之相适应的生物,形成各具特点的生物群落。还应该指出的是,由于潮间带濒临大陆,污染物质也容易在这里积累。

由于生境的复杂多变,生活在潮间带的生物种类能耐受恶劣环境条件的考验,它们不仅对温度、盐度的变化有较大的适应性,而且对于干燥有很大的耐受力,这是潮间带生物的最主要特征。许多潮间带生物对干旱有特殊的适应方式,例如,很多种类有坚厚的外壳、有的能呼吸空气中的氧气。耐受干燥的能力大小是潮间带生物垂直分带的主要原因。

潮间带之外至大陆架边缘的浅海环境,盐度、温度和光照的变化也比外海的大。温度变化受大陆的影响,并与纬度有关。在盐度方面,浅海区也在不同程度上受降水和径流的影响而呈季节性变化。总的来说,这些变化的程度从

近岸向外海方向逐渐减弱。沿岸、浅海区的海流通常包括沿岸流和受大洋流系侧支的影响。例如,中国沿岸有很多河流入海,这些大陆淡水在沿岸浅水区域与外海水混合形成明显的沿岸流,包括渤海沿岸流、黄海沿岸流、东海沿岸流和台湾海峡沿岸流。另外,黑潮暖流及其在陆架上的分支也自南向北流经沿岸浅海区。还有,沿岸区还往往有一些风生或地形因素产生的上升流。由于本区水文、物理、化学、底质等要素相对地说比较复杂,因此,对生物(特别是底栖生物)的组成和分布影响很大。

另一方面,浅海区由于有大陆输送的营养物质,波浪和潮汐作用也可能影响到海底,不少地方还有上升流存在,使营养物质得到充分供应,因而水域生产力水平高,生物资源丰富,而且平均食物链较短,所以终级产量较大洋区高得多,常形成重要的渔场。

二、生物群落的特点

尽管大陆架上覆水与大洋水是相连通的,游泳生物可以生活在这广阔的水域,浮游生物也可随海流扩散,但是大陆架海域生物组成还是有其相对的一些特点。

1. 浮游生物

浮游植物的主要类别是硅藻和甲藻,硅藻在北方水域及近岸、上升流区比较重要,而甲藻常是热带、亚热带水域的重要种类。在温带海区,甲藻经常在硅藻之后大量出现。此外,超微型的自养生物也是很重要的类群。近岸浮游植物(至少在温带地区)的数量有季节周期变化,初级生产力比大洋区的高,平均达 $300 \text{ gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ 。浮游动物种类繁多,其中一个重要的组分是季节性浮游动物。这是由于大多数底栖生物和很多游泳生物在幼体阶段是营浮游生活的,从而参与浮游生物的组合。如藤壶的腺介幼虫,腔肠动物的浮浪幼虫,软体动物的面盘幼虫、担轮幼虫以及鱼卵或仔鱼等(图 10.1)。由于它们亲体的产卵季节不同,从而保证各个季度都有大量的季节性浮游动物。

终生浮游动物主要是桡足类、磷虾类等甲壳动物,其他浮游动物还有原生动物的有孔虫类、放射虫类和砂壳纤毛虫,软体动物的翼足类和异足类,小型水母类和栉水母,浮游性被囊类(如纽鳃樽),浮游多毛类和毛颚类等。

2. 底栖生物

在植物方面,底栖硅藻和大型海藻是沿岸区的重要种类,后者包括绿藻

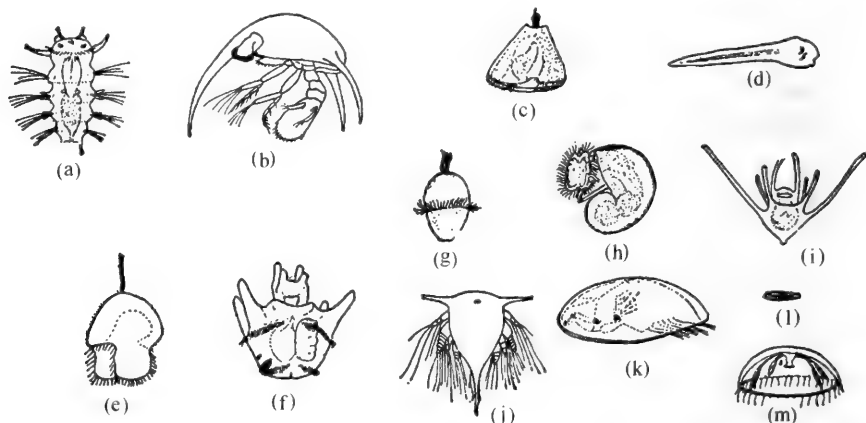


图 10.1 组成海洋暂时性浮游生物(季节浮游生物)的幼虫

- (a)环节动物(*Platynereis*)的刚毛幼虫;(b)鼠蟬蟹的蚤状幼虫;(c)一种苔藓虫的双壳幼虫;
 (d)一种固着生活被囊类的蝌蚪状幼体;(e)一种纽虫的帽状幼虫;(f)一种海胆的高级长腕幼虫;
 (g)一种多鳞虫的担轮幼虫;(h)一种腹足类的面盘幼虫;(i)一种海蛇尾的长腕幼虫;
 (j)一种藤壶的无节幼虫;(k)一种藤壶的腺介幼虫;(l)一种腔肠动物的浮浪幼虫;
 (m)一种固着生活水螅虫的水母阶段

类、褐藻类和红藻类等。在北温带和温带潮下带的硬质底部,常生长着繁盛的褐藻类大型海藻(称大型海藻场)。在多数潮下带软质底上,有根开花植物(海草)常形成海草场,其潮上带有沼草(温带)或红树林(热带)生长,这些大型植物有很高的产量。

底栖动物方面,几乎包括各个门类的代表。它们与底质类型关系密切,因此,在一个特定的地区,由海岸到大陆架边缘,根据底质类型,可以看到一系列底栖亚生物群落的互相替代现象。例如,在岩岸有滨螺带(高潮区)、藤壶或贻贝带(中潮区)、海藻带(低潮区)。当然,在滨螺带和藤壶带也有大量藻类,而海藻带也有许多动物(图 10.2)

沙质海底也可分出潮上带、潮间带和潮下带,各垂直带上都有其特有的优势种类(图 10.3)。

在海底垂直方向上有底上动物和底内动物的分带现象。前者包括那些营固着生活或比较不活动的动物,还有一些特化的鱼类,如鲷类和鳕类,它们的身体与沙质、淤泥的颜色混在一起。后者如多毛类、甲壳类、双壳类和其他无脊椎动物,数量也是很多的。在近岸较深处,生物组成常形成混杂的或镶嵌状的分布,不同的底质种类组成有差别。

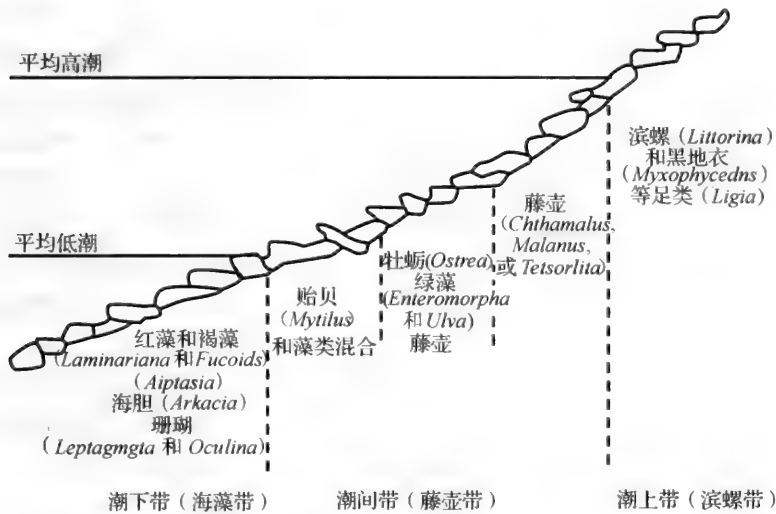


图 10.2 一个岩石海岸的横截面(引自 Odum 1971)

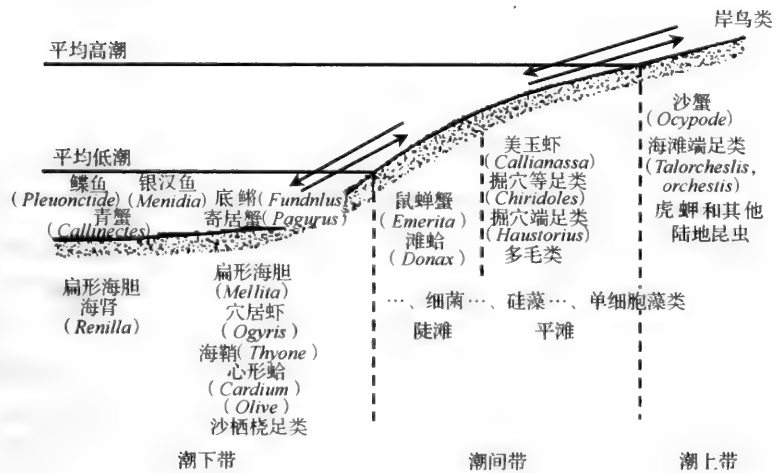


图 10.3 一个沙质底海滩的横截面(引自 Odum 1971)

3. 游泳生物

浅海区的游泳生物包括鱼类、大型甲壳类、爬行类(龟、鳖)、哺乳类(鲸、海豹等)和海鸟组成的主动游泳者和海洋表层居住者。其中主要是各种鱼类,尤

以食浮游生物的鲱科鱼类(包括鲱鱼、沙丁鱼、鲱鱼等)特别重要,世界主要渔场几乎全部位于大陆架或大陆架附近。大部分鱼类都有集群洄游的习性,虽然许多鱼类都有一定的经济价值,但组成世界渔业大部分捕获量的只有少数鱼类。按 FAO 于 1967 年统计,占世界海洋鱼类总产量一半的 6 种鱼依次是:鲱鱼、大西洋鲱、大西洋普鳕、鲑鱼、阿拉斯加狭鳕和南非沙丁鱼。其他重要类群是比目鱼(鲆、鲽等)、鲑鱼、金枪鱼(包括东方狐鲣和圆蛇鲣)(不过,近几十年来主要渔获对象的产量有很大变化)。海鸟和海龟、海豹等是在陆地上繁殖,而其食物则来源于海洋。它们是海洋与陆地的联系环节,其中鸟类多集中于近岸富有生产力的区域。

我国近海主要的传统经济鱼类是大黄鱼、小黄鱼、带鱼、墨鱼(软体动物)等“四大家鱼”,以及鲱鱼、马面鲀、鲳鱼、鲈鱼等。但是,自 20 世纪 60 年代以后各海区的主要捕捞对象也有较大变化,过度捕捞是其重要原因之一。

第二节 岩岸潮间带和大型海藻场

一、岩岸潮间带

(一)垂直分布

海水淹没和暴露在空气中的交替是岩岸生境最重要的环境特征,也是决定栖息于岩岸的生物垂直分布的重要原因。

岩岸潮上带(supertidal zone)常可见到海藻与真菌结合的成藻壳状的黑色地衣和蓝绿藻。动物方面主要是啃食性滨螺(*Littorina*)和较大型的等足类(海蟑螂)。潮上带的下方滨螺常形成密集的种群。

在潮间带较上部生活的代表种类是藤壶,这种甲壳动物也可达到很大的种群数量(有时可达每平方米几千个的密度)。藤壶带下方常是牡蛎(*Ostrea*)占优势,不过在这里也可以见到不少的藤壶。再下方以贻贝(*Mytilus*)数量较多。

一些底栖藻类(如墨角藻 *Fucus*)在岩岸也表现出分带现象。例如,在苏格兰 Cumbrae 岛的掩蔽岩岸上,墨角藻分布在五个互相重叠但又有明显界限的带上(图 10.4)。它们忍受暴露条件的能力以及在这种条件下维持正常生长的能力从海岸低处向海岸高处逐渐增加。

岩岸上还生活着一些能移动的动物,如帽贝(*Acmaea*)、蜗牛(*Nerita*)、荔枝螺(*Thais*)等,它们的分布格式较为复杂,某些种类甚至具备在一个或几个潮汐周期内穿越整个潮间带的潜在能力。

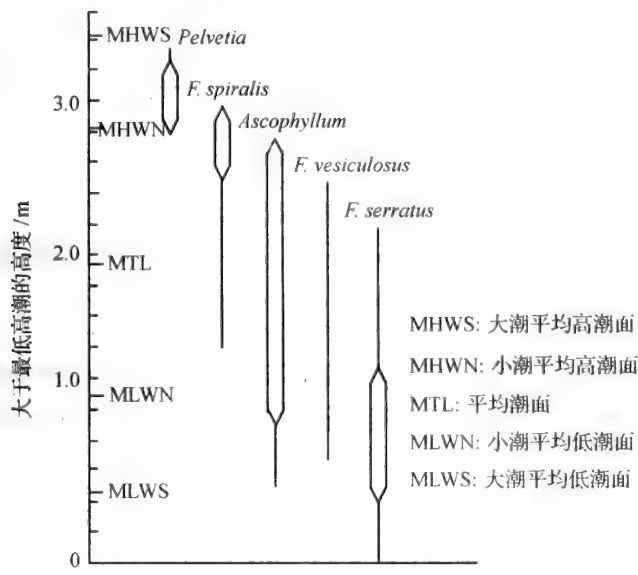


图 10.4 苏格兰 Cumbrea 岛墨角藻的分布
(引自 Schonbeck & Norton 1978)

(二)决定分带的因素

岩岸附着生物分带的决定因素包括物理因素(主要是暴露在空气中的时间)和生物因素(捕食作用和空间竞争),而且常常是两类因素共同作用的结果。

研究生活于苏格兰岩岸两种藤壶的垂直分布时,发现它们显然分布在两个不同的高度,小藤壶(*Chthamalus stellatus*)的成体都在平均小潮上限以上,大藤壶(*Balanus balanoides*)的成体则在此高度下方至平均大潮下限之间。两种幼体分布空间则有相当程度的重叠,但它们的附着地点不同(图 10.5)。

两种藤壶分带的格式表明小藤壶有较强的耐干燥能力。但是,小藤壶分布下限则是由种间竞争所控制,因为在小潮平均高度线以下,大藤壶由于生长较为快速,结果小藤壶就被大藤壶挤压而失去生存的空间。大藤壶分布下限则可能由捕食作用所决定。在苏格兰岩岸,一种腹足类蛾螺是藤壶的主要捕食者,常选择捕食较大的藤壶,加上蛾螺主要分布在较低潮面下,因此大藤壶的下限多半是由捕食者蛾螺所决定的。

一些大型藻类的分带与它们在空气中保持光合作用的能力有关。分布于海岸下部的种类在空气中的光合作用能力要比在水下时差;而上部和中部的

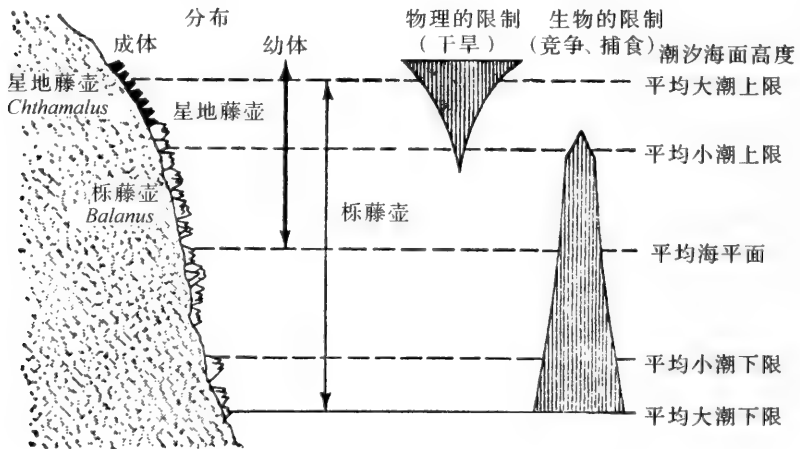


图 10.5 苏格兰海滨两种藤壶的垂直分布(竞争排斥的结果)

(引自 Connell 1961)

种类在空气中光合作用速率可能比在水中的高(当然不是指暴露在空气中的时间可以不受限制)。人们还不了解这一现象的生理机制,适应于上部的种类其脱水速率可能较慢,使得它们能在整个潮汐期间暴露出水面时保持高的光合作用速率。

(三)生产力及营养关系

岩岸潮间带群落的初级生产者包括单细胞藻类和底栖大型藻类。全球岩岸潮间带的年平均生产力约为 100 gC/m^2 , 在有利的个别海区, 年生产力可达 1000 gC/m^2 。不同纬度地带岩岸底栖藻类的生产量有较大差别。在热带海区, 高温和强烈的光照是限制初级生产力的重要因素; 在极区和亚极区潮间带, 冰冻和侵蚀也限制海藻的生产力。温带地区底栖藻类可以得到充分的发育, 但存在着种间对光照和附着空间的竞争。

岩岸潮间带群落的食草动物主要是海胆、帽贝、石鳖和滨螺, 它们主要摄食底栖藻类。贻贝、藤壶、蛤、海鞘、海绵等则依赖于滤食浮游生物。等足类和蟹类则是主要食腐动物。捕食性腹足类软体动物捕食蛤、贻贝和藤壶。海藻的食物包括小虾、小鱼和蠕虫。岩岸潮间带主要的肉食性动物是海星, 它摄食帽贝、腹足类软体动物、藤壶、贻贝和牡蛎等, 是控制群落的关键种(见第六章)。此外, 岸鸟对潮间带生物也有相当的捕食影响。

二、大型海藻场

(一)海藻场的生境特征和分布

冷温带的潮下带硬质底上生长着大型褐藻类植物,与潮间带岩岸群落相连接。在美国太平洋沿岸主要是巨藻属(*Macrocystis*)和 *Nereocystis* 属的种类,在大西洋沿岸海区则是海带属(*Laminaria*)的种类。

①底质:这些大型海藻要求硬质底部以提供藻体的固着基。

②光线:底部要有光线透入以便藻类的幼苗期能进行光合作用。在清澈的海区,藻场可延伸至 20~30 m 深处;如果海底坡度小,藻场可延伸至离岸几公里。

③温度:由于形成藻场的主导植物适应的温度较低,所以仅分布在冷水区。在南、北美太平洋沿岸有冷水涌升的海域也有分布,暖温带和热带海区则不出现大型藻场。

图 10.6 示藻场在世界海洋的分布。

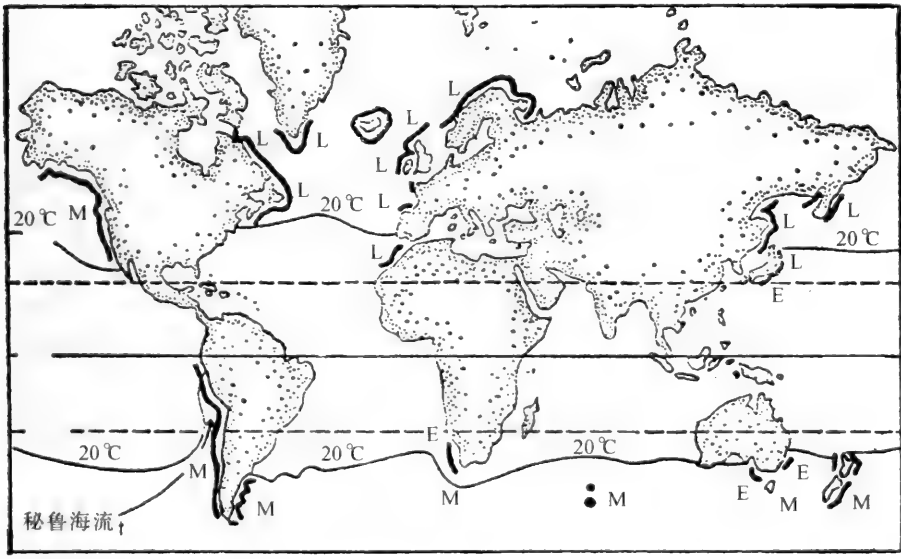


图 10.6 海藻场的地理分布(引自 Mann 1973)

图中示夏季 20℃ 等温线及优势属(M = *Macrocystis*, L = *Laminaria*, E = *Ecklonia*)

从图中可以看出,藻场沿东太平洋北美和南美西海岸分布一直延伸到亚热带纬度的上升流区。在西太平洋则分布于日本沿海、朝鲜和中国北部近海区。大西洋的大型海藻分布于加拿大东部沿海、格陵兰南部、冰岛的欧洲北部,包括英国沿海。在南半球的亚南极群岛也有高产的大型海藻。此外,新西兰和南非也分布着可供开采的资源。

(二)大型海藻植物的基本形态结构

形成藻场的褐藻类个体很大,如美国太平洋沿岸的巨藻可生长至 20~30 m,而且生物量很大,故被称为“海藻森林”(kelp forest)。海藻的基本形态有很多变异。典型的形态结构是通过一种叫固着器(holdfast)的结构附着在硬质底上,从固着器生长出藻柄(stipe),柄上长出叶片(blade),叶片的基部另生长有气囊(或称浮体)(pneumatocyst)以助漂浮在水中(图 10.7)。大型海藻类没有真正的根,叶片可直接吸收海水中的营养盐类(与浮游植物吸收营养盐的方式相同)。由于海水的不断运动和潮汐作用,藻场营养盐不致消耗殆尽,并且浅水区的湍流、上升流和陆地径流也可不断补充海水中的营养物质。



图 10.7 示一种海藻植物体的结构
(仿 Nybakken 1982)

大型海藻有一年生的,也有多年生的。有些种类可从原有的固着器上在一年或几年内再生出新的藻柄和叶片。在生活周期中,交替出现无性孢子体和有性配子体。

(三)垂直分布

海藻场与岩岸潮间带群落一样,其种类分布具有空间结构特征。在欧洲沿海,海带属中的 *L. digitata* 生活于潮下带(subtidal zone)边缘(不能忍受低潮时的暴露),在较深水中被 *L. saccharina* 和 *L. hyperborea* 所取代。前者接受的光线较多,在春季到秋季都有高生长率,大部分光合作用产物用于生长,因此在冬季到来时其贮存的能量相对较低。后两种(较深水层)由于冬季光照水平大大低于补偿点,因此必须在夏末就开始贮存能量(其代价是减慢生长或停止生长),以便在冬季靠贮存的能量来维持生存,而 *L. digitata* 因贮存的能量低妨碍它在这些深度上进行多年生长,从而没有竞争优势。在更深的水中,*L. saccharina* 在竞争中被 *L. hyperborea* 所击败,后者凭借其坚硬的长茎和优越的生长方式占据了优势。至于 *L. hyperborea* 分布的下限则常常由海胆 *Echinus esculentus* 的牧食作用所决定。

(四)生物群落及其关键种

大型海藻提供藻场生物群落的“框架”,其巨大的叶片表面,为很多附着植物和动物提供生活空间,包括硅藻、微型生物和群体的苔藓和水螅。不少海绵动物、腔肠动物、甲壳动物和鱼类等也在藻场生活。滤食性动物还有海鞘(*Styela*)、荔枝海绵(*Tethya*)等,食腐动物如巢沙蚕(*Diopatra*)、寄居蟹(*Raguristes*)等,捕食性动物(如双斑鞘 *Oclopus bimaculatus*)以及一些定居性或阶段性生活在这里的鱼类。敌害生物主要是海胆,它们可大量摄食幼嫩的藻体。在美国太平洋沿岸,海胆的主要捕食者是一种海獭,后者可对海胆种群数量起调节作用,其他捕食海胆的还有海星和某些鱼类。

在一个相对平衡状态下,藻林中的海胆虽然也牧食海藻,但有的偏食海藻的竞争优势种。因此,当牧食强度适当时,有促进海藻物种分异度的作用,而且海胆数量也受捕食者所控制。但是,当海胆由于某种原因而大量繁殖时,有可能消灭全部具叶的海藻,留下一片荒芜的基底,其上只有壳状珊瑚藻、硅藻和绿藻。藻场被海胆食光后,栖息于藻林的各种鱼类和无脊椎动物也失去生存的条件。例如,1968年加拿大新斯科舍省海岸外 140 km² 的岩石海底上,

海胆种群密度约为 $37 \text{ 个}/\text{m}^2$, 它们只取食巨藻脱离的碎片, 而且海胆数量受其捕食者龙虾的控制, 于是海胆就和这些大型藻处于平衡状态。但在 1968 年后, 由于过度捕杀龙虾, 海胆得以大量繁殖, 迅速蔓延。有些海胆能够攀上大型藻使之下垂而加以牧食, 因而出现一些直径为几十米的无海藻“空洞”, 这些空洞不断增加、扩大。出现这种情况后藻林生物群落是很难恢复原状的, 因为藻林的毁坏, 使剩余的龙虾失去育苗场所, 而且由于龙虾密度太小, 难以再有控制海胆数量的作用。至 20 世纪 80 年代, 海胆因一种上皮疾病大批死亡, 随后, 在某些地方的大型藻床获得恢复。

海獭(*Enhydra lutris*)被认为是北太平洋藻林的关键种。海獭捕食海胆、蟹类、鲍鱼和其他软体动物以及运动缓慢的鱼类。海獭对海胆的捕食, 调节着大型藻的生产和草食性海胆对大型藻摄食的平衡。例如在美国加州岩岸, 那里的海胆主要是受捕食性海獭的限制。当海獭由于商业性利用而局部灭绝以后, 大量海胆破坏海藻林。后来人们曾使用 CaO 来毒杀海胆以取代海獭的捕食作用, 希望以此来维持大型海藻的生产和商业利用。

尽管这些大型海藻类有很高的生产力, 但是只有少数无脊椎动物(如海胆和草食性腹足类)能直接啮食这些海藻。据估计只有 10% 的初级产量是通过直接摄食进入食物网, 其余 90% 是通过碎屑或溶解有机质进入食物链的。

海藻多以一年为周期生长和枯死的节律。另外藻场在平时也会受到波浪的作用而被部分破坏。

(五) 生产力和营养关系

大型藻生活在理想的生长环境中, 光合作用既不受脱水作用的限制, 也不受过度暴晒的限制, 波浪作用使其叶片能最大限度地延伸在有充足光照条件下, 并加速营养物质吸收。因此大型海藻不仅是海洋中最大的藻类, 也是生长最快的植物。据报道, 大型藻每日 $6 \sim 25 \text{ cm}$ 的生长率是很常见的, 最高日生长率可达 $50 \sim 60 \text{ cm}$ 。其初级生产力大约介于 $600 \text{ gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ 至 $3000 \text{ gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ 之间。阿留申的安琪加岛近海, 大型藻年产量是 $1300 \sim 2800 \text{ gC}/\text{m}^2$, 这一产量是曾经支持着 200 多年前灭绝的斯泰勒海牛(*Hydrodamalis gigas*)的食物, 这种哺乳动物体长达 10 m , 重达 10 t 。加拿大新斯科舍近海海带森林的生产力大约每年 $1750 \text{ gC}/\text{m}^2$, 南非大型藻的每年生产力约为 $600 \text{ gC}/\text{m}^2$ 。美国加州巨藻开发量每年干重达 $10\,000 \sim 20\,000 \text{ t}$ (Lalli & Parsons 1997)。

大型藻的生产量被生物群落中的各种消费者消费, 包括海胆、螺类、鲍鱼

等牧食者和各种滤食者以及食沉积物的底栖动物。植物渗出的和分解产生的溶解有机物被细菌利用。据报道,南非海岸夏季大型藻维持着 $43 \text{ g}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ 的细菌生物量(干重),而这些细菌又维持着一个约 $4.3 \text{ g}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ 的鞭毛虫和纤毛虫的生物量(干重)。主要的食肉动物岩虾(*Jasus lalandii*)大量捕食贻贝,但也摄食其他无脊椎动物,而它本身又被角鲨、海豹、章鱼及鸬鹚所捕食。

总之,大型藻床生物提供了空间异质性和高度多样化的生境,初级生产力很高,支持着各种消费者的生活,食物链以碎屑食物链为主。

第三节 沙 滩

一、环境特征

潮间带沙滩出现在水动力较强的海岸,通常由不规则的石英颗粒、贝壳类(如牡蛎)的碎壳组成,其粒度主要取决于波浪作用的程度。沙粒里还含有来源于陆地或海洋的各种碎屑。

在波浪和海流作用下,不同粒径的颗粒缓慢地向外海运动,粗颗粒在海水中首先下沉,较细的颗粒则处于悬浮状态并被继续搬运到离岸较远的地方。因此,在水平方向上形成近岸沙粒粗、远岸细的分布特征;同样的在垂直方向上形成底部粗、上部细的沉积层。

在自然海区,沙滩和泥滩反映了水动力学与滩面开放性与隐蔽性程度的不同,二者之间也存在一个粒度梯度。从大的分类来看,有砾石→砂→粉砂→黏土几个等级,但它们还可以细分。在实际工作中,常根据样方中各组分含量比例应用一些相关的术语来加以描述,如沙质粉砂、粉砂质黏土、泥质粉砂,等等。

沙滩沉积物还有一个特点是沙粒在波浪作用下可以移动,沙粒之间有一定的不稳定性,不利于固着和底上种类生活。

沙滩沉积物的通气性较泥滩的好,但由于微生物呼吸作用以及化学物质氧化耗氧,其含氧量也随深度增加而减少,最终出现还原层,还原层的深度取决于有机质的含量。不过,总的来说,沙滩的有机质含量比泥滩的低得多。

二、生物组成

从外观上看,沙滩似乎是缺乏生物栖息的环境,这是因为生活于这里的很多生物个体很小,隐蔽在沙粒里,大型种类也多为穴居种类,因此不易被肉眼

直接观察到。

(一)初级生产者及生产力

沙滩的生产者主要是生活于沙粒表面层的底栖硅藻、甲藻和蓝绿藻,它们不会出现在没有光线可利用的沙层里。初级生产力很低,通常不超过 $15 \text{ gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$,比岩岸或泥滩的初级生产力至少低一个数量级。不过,底栖甲藻有时也能够形成相当大的个体密度从而使成片的海沙改变颜色,即“colored sand”现象。另外,通过主动的垂直移动,许多异养种类在沙质沉积物中能够分布到一定的深度,并可生活在缺氧富硫的还原层中。这些现象表明海洋底栖甲藻对沙质潮间带沉积物中的物质循环和海滨环境净化有重要意义(黄凌风、李少菁 2000)。

沙滩生态系统消费者主要依赖从周围水体输送来的初级产量以及外来的有机碎屑以维持能量需求。

(二)小型动物

生活于沙粒间隙,包括在沙粒间生活、移动的小型动物(meiofauna)通常称为沙间动物(interstitial fauna),它们包括很多门类的代表(如鞭毛虫、纤毛虫、线虫、有孔虫、涡虫、腹毛虫,等等),其中腹毛虫类全部或主要局限于这一特定环境。沙间小型动物个体长度通常介于 $0.1 \sim 1.5 \text{ mm}$ 之间,平均个体数约为 10^6 个/ m^2 这一数量级,生物量大约 $1 \sim 2 \text{ g}/\text{m}^2$ 。

沙滩的小型动物常具有很多适应这一特定环境的形态学适应特征,对它们的分类鉴定有一定难度。这些特征包括个体小、身体延长成蠕虫状和侧扁的体型。同时,很多种类还通过强化体壁来保护身体免受沙粒损伤(图 10.8)。例如,腹毛虫这种主要生活于沙滩的动物,身体上长有棘刺和鳞片;有的具发达的角皮或外骨骼(线虫和甲壳类)或钙化的内骨针(某些纤毛虫、海蛞蝓)。有的身体具有很强的收缩能力(有些纤毛虫、涡虫和水螅)以避免其柔软身体受到机械损伤。此外,许多沙间动物具有特殊的黏着器官(如钩、爪或上皮腺体)使身体粘着在沉积物颗粒上。

沙间小型动物有多种摄食类型,例如,介形类与猛水蚤类摄食底栖硅藻和鞭毛虫,腹毛类和线虫是食碎屑的种类,水螅和涡虫则属捕食性动物。少数一些种类(如苔藓虫和海鞘)是食悬浮物的种类。

这些小型沙间动物是大型沉积食性的小虾和幼鱼的食物。

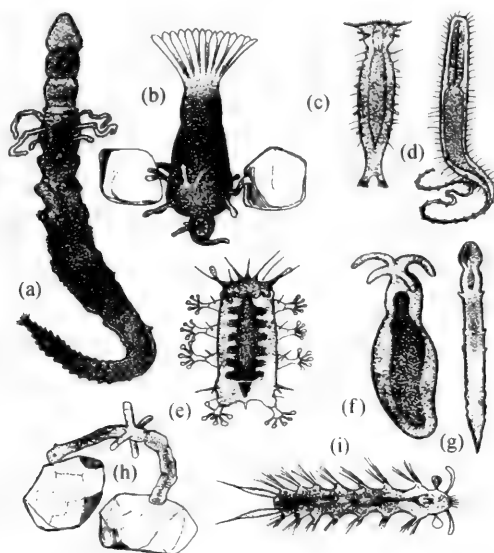


图 10.8 生活在沙内的小型动物的代表

(大小位于 0.1mm 和 0.5 mm 长度之间)

(Friedrich 1969, 转引自 Lalli & Parsons 1997)

(a) *Psammodrillus* (一种多毛类); (b) *Monobryozoon* (附着于沙粒上的苔藓虫); (c) *Dactylopedalia* (一种腹毛虫); (d) *Urodasys* (一种腹毛虫); (e) *Batillipes* (一种缓步动物); (f) *Unela* (一种腹足类软体动物); (g) *Pseudovermis* (一种腹足类软体动物); (h) *Psammohydra* (一种附着于沙粒上的水螅); (i) *Nerillidium* (一种多毛类)

沙间小型动物因其个体小及相应的物理条件,限制它们产生大量的配子,所以繁殖力很低,许多种一次只产几个卵,而且约有 98% 的种类缺少浮游性幼虫阶段。但是,幼体受到亲体的保护,直接孵出底栖性幼体。这种生活史特征有助于减少被浮游捕食者或底栖滤食者摄食的机会,从而有利于确保种群的生存。

(三)大型动物

沙滩的大型动物 (macrofauna) 多样性较岩岸和泥滩群落的低,就生物量而言以多毛类、双壳类和甲壳类动物占优势。

沙滩潮上带主要栖息一些甲壳类动物,在温带常见到端足类和等足类,它

们白天穴居,夜间在沙滩上摄食海藻碎屑,热带潮上带常见到沙蟹属(*Ocy-pode*)的种类,白天也多隐匿在沙穴中。

在沙滩的中、低潮区,软体动物中的蛤类常占优势,例如斧蛤(*Donax*)、樱蛤(*Tillina*)等,体型较小但通常数量很大。还有较大型的刀型蛤类,它们的壳相对较薄而细长。厚壳的种类有鸟蛤(*Cardium*)和白樱蛤(*Macoma*)等。双壳类软体动物的食性包括食悬浮物者和食沉积物的种类,有的两种食性兼有。通常食沉积物的种类多在细颗粒的沙中占优势,可能与细沙粒中有机质含量比粗沙高有关。

潮间带沙滩玉螺(*Natica*)等一些腹足类软体动物是捕食者,摄食双壳类软体动物,因此,玉螺的数量对潮间带沙滩群落的结构有重要影响。另一类沙滩大型动物是多毛类,它们多数是食沉积物者,但也有少数种类摄食浮游生物或再悬浮的有机物质。有的种类(如吻沙蚕 *Glycera*)能在沙里活动和寻找食物。分布在中潮区的还包括对虾、糠虾和其他一些沙岸底栖甲壳动物,包括大型底上捕食者蟹类。

在低潮区,有各种类型的棘皮动物生活,包括穴居的海参和海胆,它们也是食沉积物者,此外也可见到少数海星。生活在低潮区的鱼类有的是挖穴的永久性栖居者(如沙鳗鲰),有的是暂时性栖居者(如比目鱼常在高潮时游入觅食)。

第四节 河口、盐沼和海草场

一、河口区环境概述

(一)什么是河口区

所谓河口(estuary),简单地说,是海水和淡水交汇和混合的部分封闭的沿海海湾,它受潮汐作用的强烈影响。如同潮间带是陆地和海洋环境的交替区一样,河口是地球上两类水域生态系之间的交替区。河口区的理化条件有很大的波动。

河口湾根据水循环和分层现象分为三大类型:

①高度分层的河口湾:在大江的入口处,河水流动大大超过潮汐而起主要作用,淡水容易充溢在较重的盐水上。这种分层或两层现象使河口湾呈现“盐跃层”(halocline)的盐度剖面。

②局部混合或适度分层的河口湾:淡水和潮汐的流入量大致相等,主要的

混合动因是由周期性潮汐作用形成的湍流(turbulence),这类河口湾的盐度剖面梯度不明显。

③完全混合或垂直均质的河口湾:当潮汐作用强烈而明显占有优势,水由表层到底层充分混合而盐度相当高,盐度和温度的主要变化是水平的。

广义地说,河口湾除真正的河口外,还包括半封闭的沿岸海湾、潮沼(tidal marsh)和在沿岸沙坝后面的水体。因此,河口区除了指大江大河入海区以外,还包括盐沼或称潮沼和海草床等群落。盐沼位于温带河口潮间带上层,生长着陆地起源的一些有根显花植物,这些植物(草本为主)具有耐盐、耐淹的特性,称为沼草。在热带沿岸,沼草则被红树林所取代。

在大多数海洋的潮间带和潮下带生长的海草则完全是海生的,这种有根显花植物形成海草场(图 10.9)。

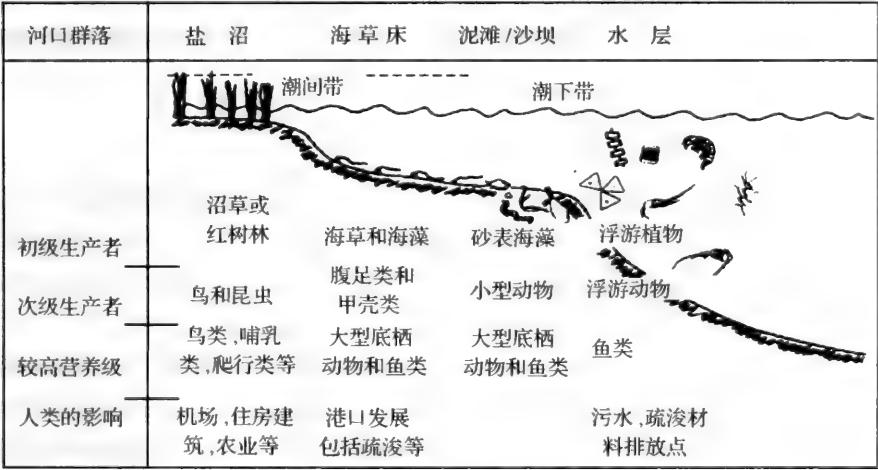


图 10.9 组成河口生态系统的群落图谱(引自 Lalli & Parsons 1997)
表明它们的优势动、植物及潜在的人类活动效应

(二)环境和生物组成特征

1. 盐度

河口环境的一个重要特点是盐度的周期性和季节性变化。周期性变化与潮汐有密切的关系。其变化范围从高潮区至低潮区递减。盐度的季节性变化与降雨有关,在热带和亚热带海区,通常低盐出现在春、夏的雨季,高盐出现在秋、冬的旱季;而温带水域,由于冰、雪融化时产生的淡水,低盐可能出现在冬

春季。盐度的季节变化也与蒸发有关。

2. 温度

河口区的温度变化也较开阔海区 and 相邻的近岸区大。由于河水冬冷夏暖,因此可能影响沿岸广阔的范围(特别是温带海区),这样河口水温在冬季比周围的近岸水温低,而夏季则比周围近岸水温高。表层水比底层水温度变化范围大。

3. 底质

河口区的底质基本上是柔软的泥质底(有的在潮下带向海一侧有沙坝)。实际上,海洋很多泥岸是位于河口附近。在河口区沉积下来的颗粒有许多有机物,因此,河口底质的又一个特点是富含有机质,这些物质可作为河口生物的重要食物来源。河口底质常有厚厚的一层还原带,底质中的细菌(包括好氧和厌氧种类)数量也很多。

4. 波浪和流

河口三面被陆地包围,这样,由风产生的波浪较小,因而相对来说是个较平静的区域。

河口区的流受潮汐和陆地径流的共同影响。河道上的流速有时每小时可达数海里,在河道中央流速最大。

大部分河口区有淡水连续注入,与海水进行不同程度的混合,某给定体积的淡水从河口排出的时间称为冲洗时间(flushing time)。这个时间间隔可作为河口系统稳定性的一个测度。较长的冲洗时间对维持河口浮游生物是很重要的。

5. 混浊度

河口水中有大量的悬浮颗粒,其混浊度较高,特别是在有大量河水注入的时期,其主要生态效应是透明度下降,浮游植物和底栖植物的光合作用率也随之下降。在混浊度很高时,浮游植物的产量能达到可忽略不计的程度,这时有机物的生产主要来自盐沼植物(温带和北方河口区)。

6. 营养物质的富集

河口区除了有来自陆地的营养盐补充之外,更重要的是具有滞留营养物的水文和生物机制。在距离岸边较远的向海一侧,浮游植物因营养盐供应充

足和海水透明度较高,浮游植物常产生水华。在水华之后植物死亡沉降到盐度较高的下层,通过潮流和河口的特殊水文模式(图 10.10)相结合,这些沉降和分解的植物碎屑产生的营养盐又被向岸和向上运动的咸水流带到表面,补充表面流带走的营养盐,成为一个“自我富营养化”的系统。因此,河口区是一个生产力水平很高的区域。

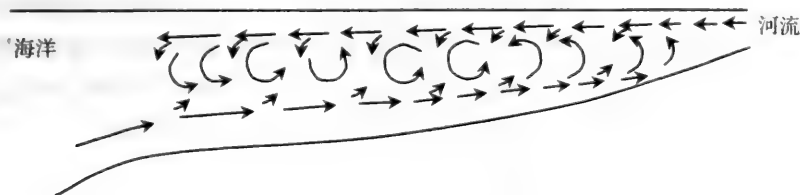


图 10.10 局部混合的河口湾水循环模式图(引自 Odum 1971)

河口湾内部形成能使营养物滞留与再循环的“营养物收集器”

(三)河口区的生物组成

河口环境条件比较恶劣,所以生物种类组成较贫乏。广盐性、广温性和耐低氧性是河口生物的重要生态特征。河口区的生物组成主要起源于三个方面:

- ①来自海洋的种类(主要的);
- ②已适应于低盐条件的半咸水中的特有种类;
- ③其他广盐性淡水生物种类(少数)。

河口湾有利于各种各样的植物在整年内都能进行光合作用,它们包括浮游植物、小型底栖藻类和海草、沼泽草和海藻等大型水生植物。其中,小型底栖藻类常被人们所忽视。另外,河口湾和其他富营养系统一样,有时候会由于一些甲藻突然大量繁殖而形成“赤潮”。

河口浮游动物的特点是季节浮游动物种类较多,而终生浮游动物的种类较少。

生活在河口区的动物多是广盐性种类,能忍受盐度较大范围的变化。例如,鲱科鱼类在全世界的河口湾中都有发现,泥蚶、牡蛎和蟹等主要经济种类都是营河口湾生活的。许多端足类和沙蚕原来就是半咸水种。

游泳生物终生生活在河口区的只有鲱科鱼类等一些少数种类,而阶段性生活在河口区的却是大量的,因为很多浅海种类在洄游过程中常以河口区作为索饵育肥的过渡场所,特别是许多海洋经济动物的产卵场和幼年期(幼鱼、

幼虾)的索饵肥育场都在河口附近水域,如鳗鲡等降海洄游鱼类和梭鱼、对虾和大、小黄鱼等在河口区进行生殖的鱼类。

由于河口区底部有大量有机碎屑,因而底栖动物的碎屑食性和滤食性种类较多,但也有不少捕食性动物。

河口生物群落的特征之一是种类多样性较低,而某些种群的丰度却很大。这是因为河口的温度、盐度等环境条件比较严酷,所以能适应这里的生活的种类较少。例如,河口盐度低,使得很多海洋和淡水种类无法忍受这种盐度变化的压力,难以在河口生存。但是,河口又是一个生产力很高的系统,可为适应于这种“恶劣环境”的种类提供丰富的食物,因而它们的产量很高。

(四)河口区与人类的关系

河口受到人类和自然的双重影响,与人类的活动密切相关,因此,对河口生态系统的研究越来越受到人们的重视。

河口区历来就是重要的水产养殖区,是一些经济海产品(如牡蛎、缢蛏、虾、蟹和大型海藻等)的养殖基地。据报道,在美国的一些河口湾,经济价值很大的蛤类(*Rangia cuneat*),每年每公顷产 2900 kg 肉和 13 900 kg 壳,这可以和高度集约管理以及人工施肥的池塘养殖产量相比。在牡蛎长得最好的河口湾,500 m² 的木筏每年产量(湿重)达 4 t 脱壳的牡蛎肉。我国在利用河口区的滩涂水面进行人工养殖生产的历史悠久,产量不断得到提高。在海洋传统渔业不能大幅度增长的条件下,利用河口湾发展水产养殖有重要的意义。因此,从水产的角度来看,河口湾有重要的经济价值。

另一方面,河口环境也是最易受人类活动破坏的区域,主要表现在:

①随着河口区城市人口的急剧增加,工厂的污水和居民生活废水大量倾泻到河口海区,使河口水域各种污染物质含量很高;

②河流所经过的农田施用的肥料和农药有相当部分被冲刷经河流而流入河口区;

③河口湾的围垦区经常是“局部水产养殖过度”的区域,大量养殖废水(包含人工投饵的残饵、养殖对象的各种排泄物和养殖过程中使用的各种药物)通过进排水交换进入河口海区;

④围海造地和修堤筑坝阻碍河口区的水流畅通和增加淤泥沉积;

⑤停留在河口湾的船舶所产生的燃料油泄漏和生活废水倾倒入海,等等。

当前人们已经认识到必须加强河口的生态研究,扎实进行监测、管理,保持其相对的生态平衡,才能充分利用这个“多种用途”的环境。著名海洋生态

学家 Knox 提出现代河口生态系统研究的方向是:

- ①河口高产量的机制;
- ②初级生产力的组成;
- ③能流的途径与流速;
- ④化学物质流动与流速;
- ⑤微生物的作用;
- ⑥河口与陆架水体间有机碳和营养物流通的速率和通量问题。

二、盐 沼

(一)盐沼群落的生产力和生物组成

温带纬度的潮间带上部,生长着各种盐沼草,以大米草属(*Spartina*)和 *Salicornia* 属占优势。盐沼草是有根显花植物,有的可长到 2 m 高,此外还有少量矮小的灌木。初级生产力变化较大,介于 $200 \sim 3000 \text{ gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ 的范围。另外,底泥上的藻类生产量约为 $100 \sim 600 \text{ gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$,因此,盐沼(saltmarsh)也是地球上生产力很高的系统之一。

盐沼的上部是海洋-陆地过渡区,温度和盐度变化很大,永久在这里生活的动物种类很少,主要是一些不时侵入的陆地动物,如浣熊、鼠类和蛇类以及昆虫和鸟类种群,较低潮面生活的种类就很多,最常见的大型动物包括筑穴的沉积物食者招潮蟹(*Uca*)、摄食底栖硅藻的腹足类软体动物(如织纹螺 *Nassarius*、滨螺 *Littorina* 等)以及能生活于泥内或泥上的双壳类软体动物(如偏顶蛤 *modiolus*)。盐沼植物的叶片和茎部有许多小型生物附着,在沉积表层和内部栖息着各种微型和小型生物。沉积物中的细菌密度可达 10^9 个/ cm^3 ,成为原生动物和小型生物的重要食物来源。

盐沼还为虾类、龙虾幼虾期以及许多海洋和河口鱼类的幼鱼提供隐蔽场所和食物(Lalli & Parsons 1997)。

(二)盐沼植物碎屑的传输与沉积

盐沼植物的气生部位有少量(不超过 10%)可被陆生昆虫和鸟类等所消耗,大部分植物生产量转化为碎屑,并通过碎屑食物链(盐沼和海草场的基本食物链)被消费者利用。未被利用的碎屑一部分被转移到邻近海域(表 10.1),另一部分也可能积累在沉积物上。这种输出或沉积的数量比例取决于

沼泽的地貌和水文环境条件。向海一端开放的开放型沼泽受向海风的影响时倾向于将漂浮碎屑搬离海岸,而那些封闭在阻塞的陆地港湾内的沼泽,受向岸风的影响时倾向于向陆地方向搬运碎屑。还有,有的沼泽一年中有时输出一些物质,有时则输入一些物质直至达到平衡的状态。

表 10.1 美国东南及南部各州盐碱滩产量的大致分布(引自 Weigert 1979)

<i>Spartina</i> 净产量	1573
海藻净产量	180
总 量	1653
盐沼的代谢	773
潮汐作用的输出	880
总 量	1653

单位: $\text{g}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ 。

在水流速度不大的岸边,沉积速度加快,经过很长时间后,在沼泽区可能形成几米深的“泥炭”沉积,从而使海岸面升高并减少潮水淹没的时间。随着海岸面不断升高,产生物种的演替。

(三)我国的河口湿地生物群落

我国河口湿地处于暖温带和亚热带纬度,入海河口的三角洲常有以植物为主导种的生物群落,长江口东滩和辽宁湾北部的辽河口和大凌河口是典型的河口湿地植物群落,这种群落是鸟类的良好栖息地,因而也是重要的鸟类保护区。

1. 长江口崇明东滩湿地生物群落

崇明东滩的植物群落具有明显的分带现象,潮位 3.8 m 以上的植被以芦苇为主,面积 49 km^2 ,潮位 3.8~2.7 m 的植被以蘆草、海三棱蘆草、灯心草为主,面积 47 km^2 ,潮位 2.7 m 以下至低潮线为光滩,淤泥表面含硅藻,面积约 124 km^2 。湿地有各种各样的无脊椎动物,生物量达 8800 t。

据调查,栖息在这里的鸟类有 116 种几十万只之多。它们摄食各种植物的幼嫩叶片、地下根茎或种子,同时摄食各种丰富的无脊椎动物。不同的鸟类之间表现出一定的分食现象,而它们的时间生态位和空间生态位也不一样,因

此这种生境可维持种类和数量都很丰富的鸟类种群。

2. 辽河口湿地生物群落

辽河口是我国最大的芦苇湿地(仅次于多瑙河三角洲),又是我国冰期最长(105~129 d)的大陆海岸,具典型的暖温带生物区系,生物种类少但数量大,生物季节性极为明显。湿地的维管植物有 170 多种,植被也有明显的带状分布现象。低潮带下缘生长着以盐角草为主的低矮盐生植物,中、高潮带以碱蓬为主,潮上带陆域大面积沼泽化,成为盐渍化沼泽土,生长着茂密的芦苇。陆域野生动物 240 多种,仅鸟类就有 170 多种。

三、海 草 场

(一)海草组成和分布

海草也是一类有根的开花植物,大部分海草种类的形态比较相似,都有长而薄的带状叶子。分布在温带的主要是眼子菜科的大叶藻属(*Zostera*)或称海韭菜(ell grass),分布于热带的主要是水鳖科的海龟草属(*Thalassia*)或称泰莱草(turtle grass),它们分别可形成生物量很大的海草场(sea grass bed)。

海草生活在盐沼向海一侧的潮间带和潮下带 6~30 m 深处的(少数可达更深的海底),除了高纬度的极区外,很多浅水区都有海草生长,通常在接近潮下带最为茂盛,最密的地方每平方米可达 4000 株。

海草利用其根从沉积物或底质中吸收营养盐,因此,海草虽可生活于各种底质上,但在软质底上发展得最好。海草场下方可能是泥滩或者是沙坝群落(取决于海流和潮汐的特征)。

(二)海草场生物群落组成和生产力

生活于海草场的生物种类很多。在其叶片上生活着很多附着的硅藻和绿藻等附生植物以及原生动物、线虫、水螅、苔藓虫等。腹足类软体动物、等足类、端足类和猛水蚤类的食物则直接与附着生物有关,还有很多鱼类的幼鱼可暂时停留在这种环境中。日本东北松岛的大叶藻场有 41 种鱼类,其中以刺鲈鲉(*Sebastes inermis*)数量和生物量都最高。分析这 41 种鱼类的胃内含物,有以鱼类、甲壳类为食的肉食性种类,有以大叶藻和其他藻类为食物的植食性种类,也有以有机碎屑为主食的刺鲾虎鱼等。实际上鱼类将植物生产的食物极

其合理地、互有区别地加以利用,围绕这样的食物,生物间展开竞争,并有选择地摄食食物。此外,当大叶藻在夏季枯死时,细菌大量繁殖起来,可以看到牡蛎等无脊椎动物的幼体摄食这些细菌的食物链。

海草的生物量随纬度而变化。在温带海区,平均生物量(干重)接近 500 g/m^2 ,热带海区平均生物量(干重)超过 800 g/m^2 。生产力也有纬度差异。温带海草的生产力约为 $120 \sim 600 \text{ gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$,而热带海草净初级生产力可高达 $1000 \text{ gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$,可见海草场的生产力是很高的。

尽管海草场是很多沿岸海区的主要初级生产者,但事实上海草仅被少数一些动物所直接利用,这些动物包括海胆、几种鱼类(鹦咀鱼科 *Scaridae* 和刺尾鱼科 *Acanthuridae*)以及海龟等动物,在热带海区,儒艮或海牛会摄食大量的泰莱草。不过从总体上看,只有小部分初级产量直接进入近岸牧食食物链,大部分进入碎屑食物链的能流途径。海草死亡分解的碎屑不仅提供海草场海域的营养物质,甚至还为距离遥远的深海底栖生物提供营养物质。

(三)海草场的生态作用及受破坏后的生态效应

海草场不仅为很多生物提供直接或间接的营养物质,而且对保护海草场生物群落也有重要作用。首先是海草起稳定软底质的作用,主要是通过密的簇状根系以抵御风暴对底质的破坏,对很多底栖生物有掩护作用,虽然这些生物并非与海草有直接的营养关系。海草场还因加速沉积过程而使海床面上升,最后可能使其漂浮的叶子到达表面,这些叶子对波浪有缓冲作用,从而形成海草场较平静的水环境。此外,海草的叶子也有遮阳作用,使在其中生活的其他生物避免强烈阳光照射的危害。

对一些海草场衰败后的生态效应已进行了初步探讨,20世纪30年代,欧洲沿岸的大叶藻场大面积衰退,有的科学家认为是病害引起的,有的则认为是气候(水温)变化引起的,因为大叶藻(*Z. marine*)适应的温度很窄。大叶藻衰退沉积物也逐渐消失,出现裸露岩石,重新长出其他藻类,并且出现新的沙洲(图 10.11)。生物组成也产生变化,墨角藻(*Fucus*)很快取代了大叶藻,并且起着保护环境的作用。但是在美国东北沿岸,大叶藻场被破坏后,原先的动物几乎全部消失,以后经过缓慢的过程,大叶藻场逐渐恢复,并且最终再占据它们原先的生境。

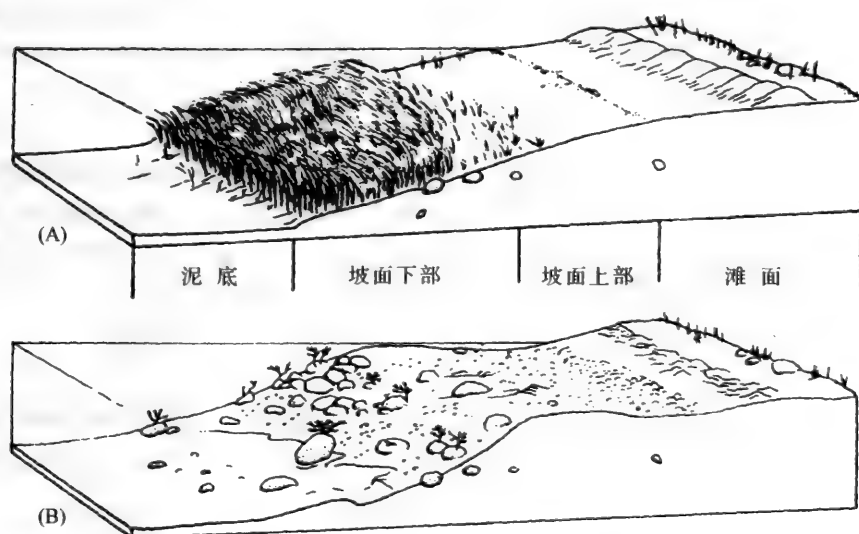


图 10.11 海草场衰败前后生境的差异(引自 McRoy & Helfferich 1977)

第五节 红树林沼泽

“红树林”这一名词并不是指单一的分类类群植物,而是对一个景观的描述(红树林沼泽 mangrove swamp)。红树林沼泽是热带、亚热带海岸淤泥浅滩上的富有特色的生态系统。热带海区 60%~75% 的岸线有红树林生长。和珊瑚礁不一样,红树林更向亚热带扩展。

红树植物(mangrove plant)是为数不多的能耐受海水盐度的挺水陆地植物之一。我国的红树林分布于海南、广东、广西、福建和台湾等省(区),有 16 科 20 属 31 种(林鹏 1984),除属红树科外,还有属紫金牛科、爵床科、楝科、大戟科等的一些植物。印度-太平洋海域的红树林种类比大西洋多。

一、生境特征及红树的适应机制

(一)生境特征

1. 温度

红树林分布中心的海水温度年平均约为 24~27℃,在年平均温度较低的

地区,其种类和数量也随之减少。我国海南岛海口的水温平均 25°C 左右,而厦门港年平均水温为 21°C 左右,后者的红树林种数比海南岛的少。

2. 底质

红树林适合生长在细质冲积土。在冲积平原和三角洲地带,土质由粉粒(silt)和黏粒(clay)组成。红树林区的土壤一般是较初生的土壤,在沉积下来之前已被河水分选过,多数为精细颗粒,沉积物含有丰富的有机碎屑(主要是红树叶子碎屑),pH 值常在 5 以下,沉积物下部形成黑色软泥。

3. 地貌

红树林多分布于隐蔽的堆积海岸、自然发育的滩面,那里广阔而平坦,而且常沿着河口海湾、三角洲地区或沿河口延伸到内陆一段距离。红树林大部分分布在潮间带,而主要是在中潮区以上滩面。

4. 盐度

红树林常生长在河口内湾区,盐度变化很大。红树生物都不同程度具有耐盐的特性,使它们成为海岸植物的优势种,不同红树种类对盐度的耐受性使它们有相应的分带模式。

5. 潮汐

红树林受潮汐的强烈作用。这个水交换过程可以输出部分物质(包括有机碎屑、代谢废物),也可输入营养物质。同时,红树林的各种动、植物能适应潮汐诱发的波动,在潮汐落差大的区域,红树林生长最好。此外,鱼虾等海洋生物也能随潮汐进出红树林区。

(二) 适应机制

1. 根系

红树林植物很少具有深扎和持久的直根。在淤泥和缺氧的环境,又受到周期性潮汐的浸渍和冲击,红树根系产生各种生态适应,有表面根、支柱根或板状根、气生根等,这些根系有助于植物的呼吸和抵抗风浪冲击的固着作用。

2. 胎生

不少红树植物的果实在成熟后仍然留在母树上,种子在母树上果实内发

芽。红树植物的幼苗是很长的,具有棒棍形或纺锤形的胚轴,长 20~40 cm,露出果实之外,等到幼苗成熟时才下落,插入松软的海滩淤泥中,几天后即可生根而固定在土壤中(图 10.12),这种生活史类型是对沼泽地区的一种适应机制。

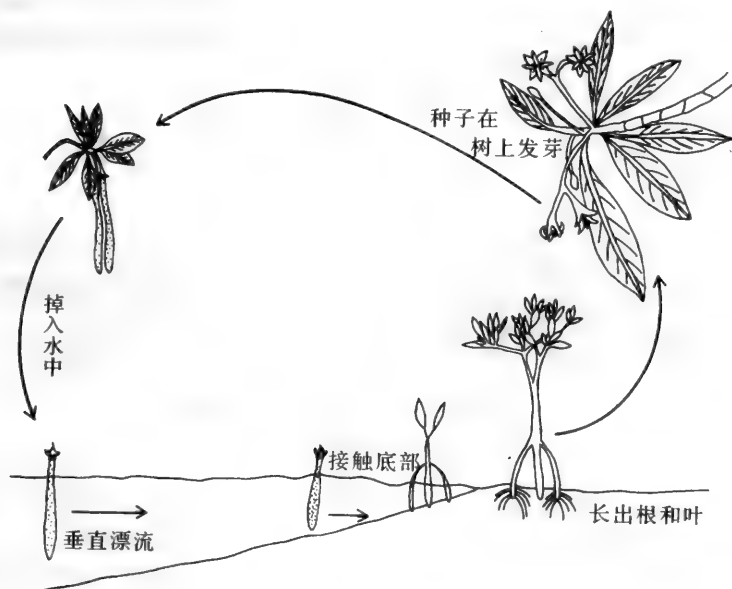


图 10.12 典型的红树生活周期(引自 Nybakken 1982)

3. 旱生结构与抗盐适应

红树林处于热带海岸,这里云量大、气温高、海水盐度也高,因而所处的条件是生理干旱环境。红树林对这种生境的适应形态主要表现在:

- ①叶片的旱生结构(如表皮组织有厚膜而且角质化、厚革质);
- ②叶片具高渗透压;
- ③树皮富含丹宁(抗腐蚀性);

④拒盐或泌盐适应,前者依靠木质部内高负压力,通过非代谢超滤作用从盐水中分离出淡水,后者通过盐腺系统将盐分泌出叶片表面之外。

二、红树林种类的演替特点

随着沉积物的加厚、海岸线后退,可以看到红树林种类分布的演替特点,

并且常呈与海岸平行的带,最基本的有 3 个地带(林鹏 1990):

(一)低潮积水带

位于低潮线下,并仍有少量浅水坡岸上部。这里的盐度较高,是红树林先锋植物种类生长的地带。高潮时,红树植物几乎全淹没或仅有树冠外露;低潮时,树干基部仍浸于水中。

(二)中 潮 带

位于低潮线以上、高潮线以下的中间地带,盐度约在 10~25,海滩宽度从几十米至几公里。退潮时地面暴露,淤泥深厚;高潮时,树干几乎被淹一半左右,这是红树植物生长繁盛地带。

(三)高潮带或特大高潮带

这地带土壤经常暴露,表面比较硬实。特大高潮区有较干实的土壤,是红树林带和陆岸过渡的地带,土壤盐度受淡水冲洗影响而比较低。以上各带自海向陆所分布的红树植物是不一样的,群落表现出明显的演替特征(见图 10.13)。

三、红树林生物群落及生产力

(一)生物群落结构

红树林上部常见一些陆生生物(昆虫、蛇、蜥蜴、鸟类、鼠类和牛羊等)。有的种类是生活在树冠和树干上,并在那里觅食,例如,鸟类、蝙蝠摄食昆虫。牛羊等哺乳动物啃食红树叶片。据报道,中国红树林中的动物种类有 200 种左右(包括留鸟、候鸟)。还有一些陆生蟹和红树林蟹,它们取食碎屑或在低潮时以海洋生物为食。此外,滨螺也生活在树干或树枝上。

红树林落叶和残屑在潮间带滩面上分解,淤泥中也富含这些有机质残余,红树林区有很多藻类,如浒苔、颤藻、石莼以及底栖硅藻等。因此,红树林沼泽为多种海洋生物提供栖息地和食物来源。

在红树基部,藤壶和牡蛎附着在树干下部或多种类型的根部,形成重要的

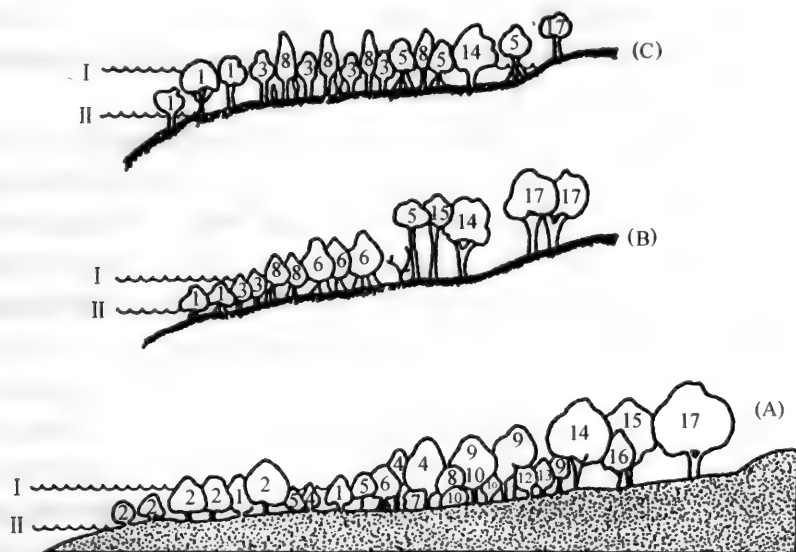


图 10.13 中国东南部海岸红树林的演替 (引自林鹏 1990)

(A)海南岛清澜港; (B)广东省雷州半岛; (C)福建省南部海岸

I. 高潮线 II. 低潮线

- | | |
|--------------------------------------|---|
| 1. 白骨壤 <i>Avicennia marine</i> | 2. 海桑 <i>Sonneratia caseolaris</i> |
| 3. 桐花树 <i>Aegiceras corniculatum</i> | 4. 红树 <i>Rhizophora apiculata</i> |
| 5. 木榄 <i>Bruquiera gymnorrhiza</i> | 6. 红海榄 <i>Rhizophora stylosa</i> |
| 7. 老鼠勒 <i>Acanthus ilicifolius</i> | 8. 秋茄 <i>Kandelia candel</i> |
| 9. 海莲 <i>Bruguiera sexangula</i> | 10. 卤蕨 <i>Acrostichum aureum</i> |
| 11. 角果木 <i>Ceriops tagal</i> | 12. 瓶花木 <i>Scyphiphora hydrophyllacea</i> |
| 13. 榄李 <i>Lumnitzera racemosa</i> | 14. 海漆 <i>Excoecaria agallocha</i> |
| 15. 银叶树 <i>Heritiera littoralis</i> | 16. 玉蕊 <i>Barringtonia racemosa</i> |
| 17. 黄槿 <i>Hibiscus tiliaceus</i> | |

生物量。泥滩表面和内部生活的底栖种类较多,如多毛类、端足类、蟹类、虾类等,很多种类在软基质上挖掘洞穴。蟹类中常见的有招潮蟹、相手蟹和大眼蟹等,它们以淤泥中的碎屑为生。螯蛄虾(*Upogebia*)和海蛄虾(*Thalassina*)也是挖穴种类。蟹类和虾类挖穴生活既能作为逃避敌害的避难所,又能作为繁殖和捕食的场所;同时可使氧气深入底层,改善那里的缺氧状况。在红树林软潮间带中生活的多毛类密度和生物量也是可观的。在我国深圳河口红树林海岸泥滩,多毛类密度约 4300 个/ m^2 ,生物量为 67 g/ m^2 左右,成为河口泥滩潮间带的重要类群。在鱼类方面,弹涂鱼(*Periophthalmus*)最引人注目,它们可以长时间离开水面,利用变形的鳍敏捷地在淤泥上爬行,甚至可爬上红树根

上。还有鱼类及虾类是随着潮汐的涨落而出现在红树林区。

从总体上看,红树林生物群落由于生境较为严酷,生物多样性程度并不很高,但有的种类数量和生物量却很丰富。

红树林沼泽潮下带的底质除了富含有机质的细颗粒沉积物外,也出现一些斑块状的沙质沉积物。那里的红树林根系为附着生物(如海藻、海绵、海葵、水媳和苔藓虫)提供栖息空间,同时这些附着生物之间也为占领基底空间进行激烈的竞争。有些海域的海草占优势,起着稳定底泥的作用。蟹类、虾类和蠕虫是常见的穴居动物,它们的活动也有利于氧气向底泥穿透。潮下带还有许多鱼类是食浮游生物的,并与蟹类、龙虾等形成渔业的基础。

(二)红树林的生产力

红树林生态系统的生产者除了红树本身外,还包括海洋底栖海藻、海草和浮游植物。红树林区光照条件好,很多有机碎屑在沉积物中分解、再生出无机营养盐供红树根系吸收。因此可以设想红树林生态系统的初级生产力较高,不过目前有关红树林初级生产力的研究较少。据估计,红树林沼泽对沿岸水域的净生产力输出在 $350 \sim 500 \text{ gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$,比近岸平均初级生产力高。这些输出物质通过碎屑食物链对沿岸海洋能流和物质循环有重要意义。

四、保护红树林生态系统的重要意义

红树林沼泽是海岸重要景观生态系统,保护红树林具有重要生态学意义和社会经济意义。

首先,红树林形成一道缓解或抵抗风暴、海浪对海岸冲击的天然屏障,而且红树林及其根系有截留和累积沉积物的功能,因此,红树林与温带沼草一样具有稳定和保护海岸的重要作用。同时,红树林可过滤陆地输入的各种有机物质和污染物。

其次,红树林为许多海生和陆生生物提供栖息地和食物,红树林自然掉落物分解形成有机碎屑,可作为浮游生物和底栖生物的食物,直接或间接形成以红树叶子开始的碎屑食物链支持着区域内各种生物的生存需要。红树林区的虾、蟹(如锯缘青蟹)、双壳类、腹足类以及鱼类(如河口最常见的鲮鱼、弹涂鱼)都很丰富,可提供持续性渔业生产的基础。

还有,红树林的树干木材、叶子等用途很广,除了传统的作为燃料外,可以利用红树木材的抗水性建造船只、房屋。从红树提取的丹宁用于增加渔网和

帆布的耐久性。红树叶子除了充当牛羊饲料外还可作为优质纸制品的原料。但是,盲目的开采利用已严重损害红树林保护海岸的基本生态功能。

第六节 珊瑚礁

一、珊瑚礁的分布及其生境特征

在暖水沿岸区有广大海域(几百万平方英里)形成珊瑚礁(coral reef),分布在南北两半球 20℃ 等温线范围内。它是海洋环境中独特的一种生物群落,整个珊瑚礁是由生物作用产生碳酸钙沉积而成的。珊瑚虫(主要是 *Scleractinia* 目的珊瑚虫)以及其他腔肠动物的少数种类对石灰岩基质的形成具有重要作用。当珊瑚虫死亡之后,它们的骨骼积聚起来,其后代又在这些骨骼上成长繁殖,如此逐年积累,就成为珊瑚礁。应当指出,除了珊瑚虫外,含钙的红藻特别是石灰红藻属(*Porolithom*)和绿藻的仙掌藻属(*Halimeda*)对造礁也起重要作用。所以珊瑚礁实际上是珊瑚-藻礁。此外,一些软体动物(如各种砗磲)对沉积碳酸钙也起相当大的作用。

珊瑚礁生物群落是“所有生物群落当中最富有生物生产力的、分类上种类繁多的、美学上驰名于世的群落之一。”我国的珊瑚礁海岸,大致从台湾海峡南部开始,一直分布到南海。但是真正完全由珊瑚及其他造礁生物所形成的珊瑚岛(atoll)直到北纬 16°附近的西沙群岛才出现。

虽然在世界各海区(热带、温带和极区)都有腔肠动物珊瑚生存,但是只有在热带(和部分亚热带)近岸才能形成珊瑚礁,所以分别称为造礁珊瑚(hermatypic coral)和非造礁珊瑚(ahermatypic coral)。造礁珊瑚在其组织内有共生虫黄藻(xooxanthellae),所有珊瑚的虫黄藻都属于 *Symbiodinium* 这一属,不过,珊瑚种类不同,其共生的种有差别。虫黄藻生活在珊瑚虫消化道的衬层细胞内,数量可达每立方毫米珊瑚组织 30 000 个细胞。在受到胁迫的环境条件下(例如过高的水温),共生藻类从珊瑚虫中被排除。由于珊瑚虫的色彩多半是由虫黄藻而产生的,所以这一排除行为被称为“漂白”。非造礁珊瑚没有共生虫黄藻,它们的营养和生长不需要光,因而可以生活在真光层下方。

能分泌石灰质的造礁珊瑚对生长环境有严格要求:

①温度:要求温度在 20℃ 以上,适宜温度为年平均水温 25℃ 左右,因此,造礁珊瑚只能生长在热带海区。在中美和南美西岸以及非洲西岸广大海区,尽管是处于赤道附近水域,但却没有造礁珊瑚的分布,其原因就是这些海域有强大的下层冷水上升,沿岸浅水区水温低于造礁珊瑚要求的温度条件。相反,

我国台湾、广东沿岸虽纬度较高,但由于有强大暖流经过,也有少量造礁珊瑚。

②光照:光照条件是珊瑚生长的又一重要的限制因子,因为只有充足的光线才能使共生藻类顺利进行光合作用以及促使碳酸钙沉淀。由于珊瑚虫生长要求有足够的,其适合的生存深度是 25 m 以内,水深超过 50~70 m 就停止造礁。这说明为什么珊瑚礁生物群落只限于大陆或岛屿的边缘。

③盐度:造礁珊瑚是真正的海洋种类,难于忍受海水盐度偏离正常值(32~35)太多,因此,被河水冲淡的海边是不长珊瑚的。在南美大西洋沿岸,有亚马孙河和 Orinoco 河流的冲淡作用,使造礁珊瑚不能在那里生活,但是,在盐度较高的海区如波斯湾,盐度达 42,造礁珊瑚仍很旺盛。

④水质:绝大多数造礁珊瑚要求水质清洁和水流畅通的环境,因为污浊的淤泥能使珊瑚虫窒息而死,而且混浊的水也影响珊瑚虫共生藻类的光合作用。河口区不适于珊瑚生活的原因除有淡水冲稀外,水体混浊也是原因之一。海岸带向海一侧由于波浪作用,水中溶解氧供应充足,又不易沉积淤泥,浮游生物(作为珊瑚的一种食料来源)供应较充足,珊瑚一般来说较向陆侧的更为繁盛。

⑤要求附着在岩石的基底上。

以上所有要求条件综合于图 10.14。

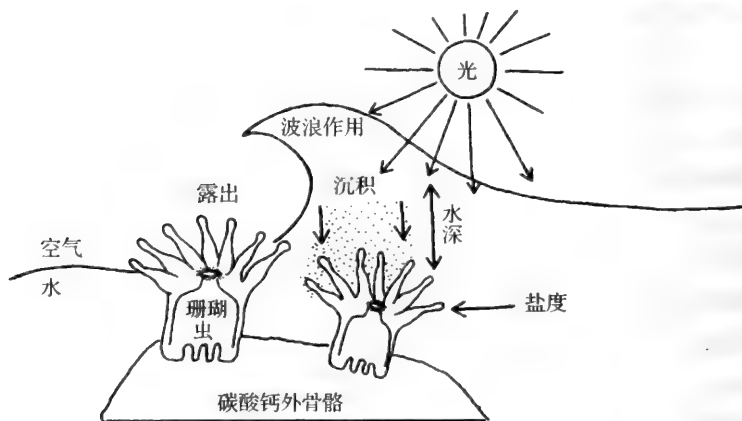


图 10.14 影响珊瑚礁分布的物理因素(引自 Nybakken 1982)

二、珊瑚礁的类型和环礁的形成

珊瑚礁海岸有三种类型:

①岸礁(fringing reef)(又称边礁、裙礁):珊瑚礁构成一个位于海面下的平台,它紧靠着陆地分布,好像一条花边镶在海岸上。

②堡礁(barrier reef)(又称堤礁):它像长堤一样,环绕在离岸更远的外围,而与海岸间隔着一个宽阔的浅海区或者隔着一个称为泻湖(lagoon)的水体。世界上最著名的堡礁是澳大利亚东北部长达 2400 km 的大堡礁。

③环礁(atoll):它是露出于海面上,高度不大的珊瑚礁岛,外形成花环状,中央的水体也称泻湖,湖水浅而平静,而环礁的外缘却是波浪涛涛的大海。

除少数例外,环礁多位于印度-太平洋海区,在大西洋近岸则未出现,而岸礁和堡礁基本上在各大洋珊瑚礁带均有出现。我国南海诸岛的珊瑚礁多为环礁。

环礁的形成,按 Darwin 的沉降理论,大部分珊瑚礁是通过火山活动形成的玄武岩岛屿上发展形成的,由于陆地下降(或海面上升)而形成环礁。最初,它沿着新形成的火山岛屿周围以岸礁形态生长,后来,由于岛屿下沉,底层的珊瑚死亡了,新的珊瑚礁相应地向上迭加增长。这时岸礁已发展为堡礁。当岛屿最后下沉完全被海水淹没时,就形成了环礁(图 10.15),因此,环礁恰似戴在海底山顶上的冠冕。

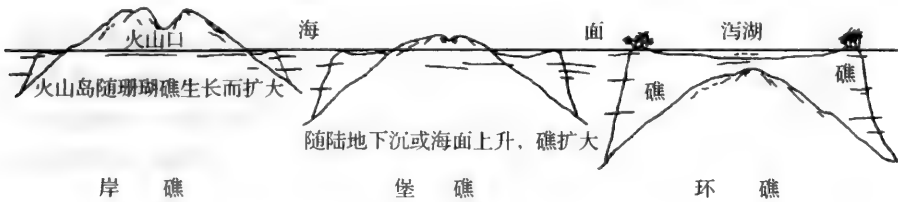


图 10.15 环礁的形成(引自 Nybakken 1982)

三、珊瑚-藻类共生关系及其意义

珊瑚礁生物群落是一个稳定的、种类繁多的、适应性良好的生物群落,它具有十分融洽的内部共生关系。这里仅讨论珊瑚-藻类共生关系。

在共生藻类中,虫黄藻(zooxanthellae)生活在珊瑚虫的组织中(即在动物体内生活的),另一些藻类生活在动物体周围和下方的钙质骨骼中,此外,其他一些含钙质和肉质藻类可以在石灰岩基质的各处找到(图 10.16)

珊瑚-藻类共生现象有重要的生态学意义,主要是:

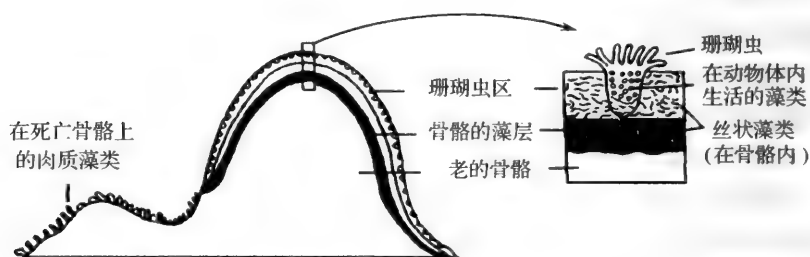


图 10.16 与藻类共生的珊瑚虫及其骨骼形成(引自 Odum 1971)

1. 对动物能量需求的意义

珊瑚虫虽然能捕食一些小型浮游动物,但研究表明,珊瑚礁上覆水体中的浮游动物数量往往不能维持珊瑚的能量需要。应用示踪方法和电镜观察已经证明,共生藻类(虫黄藻)的有机物质可以直接转移到动物组织中,这样,珊瑚虫可以依赖藻类光合作用得到食物的能量。

2. 补充植物营养物质的意义

珊瑚虫的代谢产物多是共生藻类所需要的营养物质,可直接被藻类利用。而且珊瑚虫捕食一部分小动物,从而是获得珊瑚和藻类都需要的稀有物质(如磷)的途径。这些营养物质在珊瑚的植物和动物成分之间不断进行再循环,这种有效的再利用意味着尽管周围水中的营养盐浓度很低,仍能保持高度的生产力。

3. 对碳酸钙沉积的意义

研究表明,在动物体内生活的藻类能够极大地增加珊瑚虫建立骨骼的能力。在光照条件下,钙化作用比在黑暗中平均要强十倍,而在除去体内生活的藻类的实验中,珊瑚虫的钙化作用显著降低。这是由于藻类光合作用吸收 CO_2 ,从而明显促进碳酸钙生成。

此外,植物光合作用产生的 O_2 可供动物呼吸需要。

四、珊瑚礁生物群落多样性

珊瑚礁生物群落是海洋环境中物种最丰富,多样性程度最高的生物群落。珊瑚虫是构成珊瑚礁的基本结构的主要生物。根据现有资料,印度-太平

洋区系共有造礁珊瑚 500 种以上(其中大堡礁就有 350 种左右)。大西洋珊瑚礁种类较少,大约仅 75 种。这种差异可能与海洋的年龄以及珊瑚礁演化所经历的地质年代不同有关(印度-太平洋及其珊瑚礁比较古老)。除了造礁的石珊瑚外,还有一些非造礁珊瑚,包括火珊瑚、管珊瑚和软珊瑚也是珊瑚礁生物群落中的成员。

在珊瑚礁生活的生物种类繁多,几乎所有海洋生物的门类都有代表生活在礁中各种复杂的栖息空间。礁栖脊椎动物主要是五彩缤纷的各种鱼类,它们的体型多侧扁,以适应在珊瑚丛中穿梭游泳生活。据报道,世界海洋鱼类中有 25% 是仅分布在珊瑚礁水域,大堡礁就有 1500 种以上,菲律宾礁栖鱼类达 2000 种以上(表 10.2)。除了鱼类外,海龟、海鸟也常出现于珊瑚礁生物群落。礁栖无脊椎动物种类也是十分丰富的。例如,太平洋珊瑚礁软体动物有 5000 种以上,主要是帽贝、腹足类和蛤类,大堡礁的软体动物就有 4000 多种。此外还有棘皮动物的海星、海胆和海参,甲壳动物的刺龙虾和各种小虾,多毛类、蠕虫以及海绵等也是常见类别。

表 10.2 一些珊瑚礁区鱼类的种数

地 理 区 域	鱼 类 种 数
菲律宾群岛	2177
新几内亚岛	1700
大 堡 礁	1500
塞 舌 尔 岛	880
马绍尔和马里亚纳群岛	669
巴哈马群岛	507
夏威夷群岛	448

礁栖无脊椎动物有各种各样的生活方式,这与珊瑚礁生境多样化有关。例如,有营固着生活的(海绵类、水螅虫类、海葵类、苔藓虫类、蔓足类以及双壳类的珍珠贝、牡蛎等),有营穴居生活的(砗磲、石蛭、长海胆和石笔海胆等),有隐居在珊瑚丛中、缝隙和礁石之下的(各种海参、宝贝、某些蟹类和龙虾等),还有营爬行生活(寄居蟹、部分蟹类等)、潜沙生活(笋螺)和游泳生活的(如虾蛄、各种小虾)种类。

珊瑚礁生物群落有如此高的多样性也说明种间食物和空间竞争也是很剧烈的,结果使各个种占据的生态位都很狭窄,每一个微生境都被适应于该特定场所的生物所占据。同时,对食物也有高度的摄食食性特化和食物选择。以鱼类为例,有的是食草者,啃食海藻或海草,有的是浮游生物的滤食者,还有的是食鱼者或捕食各种底栖无脊椎动物,这种摄食食性的特化可以充分利用每

一种可获得的食物资源。另外,它们还通过种间觅食活动的昼夜差异来避免竞争。

五、生产力与能流特点

珊瑚礁的初级生产者组成是很特殊的,除了浮游植物、底栖藻类外,珊瑚体内的共生虫黄藻是很重要的一类生产者。但是对其生产力测定是比较困难的,需要测量珊瑚水螅体中植物和动物的比例才能了解这部分生产力的贡献。

根据已有的研究结果,珊瑚礁初级生产力范围为 $1500 \sim 5000 \text{ gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$,这个数字表明它是代表自然生态系统的最高初级生产力水平。但是,礁区海水的无机营养盐含量是不可能支持这么高初级生产力的,其营养盐供应主要是依靠系统内的高效再循环机制,其 f 比值小于 0.1。因此,初级生产者和优势物种的共生以避免营养盐在水中“冲稀”是控制高生产力的重要机制。还有,初级生产者的呼吸消耗占总初级生产的比例很高,因此净初级生产力就比预料的低。最后,珊瑚礁的食物链比上升流区要长得多,通过整个生态系统的呼吸消耗量也高得多,其结果是相对于高的初级生产力而言,顶部捕食者的生产力却较低(Lalli & Parsons 1997)。

第七节 近岸上升流区

一、上升流及上升流区生态特征概述

上升流(upwelling)是深层海水涌升到表层的过程,根据上升流在海洋中的分布可分为近岸上升流和大洋上升流。近岸上升流是由特定的风场、海岸线或海底地形等特殊条件所引起的,如著名的南美西岸秘鲁上升流区和非洲西部和西北部上升流区。我国渤、黄、东海陆架区、台湾海峡以及海南岛近岸都存在上升流区。大洋上升流主要出现于辐散区,例如北赤道流和赤道逆流之间由于海水产生水平辐散而引起次表层水向上补充形成的上升流。

(一)上升流区的理化环境特征

由于上升流区存在深层海水的涌升,因此其典型的表层水团表现出如下主要特征:

①低温:上升流区表层水温比同纬度海区的表层水温低;

②低溶氧:如美国俄勒冈上升流区表层水溶氧的饱和度只有 60% ~ 70%;

③高营养盐含量:因为底层(或次表层)海水无机氮、磷等营养盐较丰富;

④高盐度、高密度。

以上是确定上升流的存在与范围变化的重要依据。

(二)上升流区生物的生态学特征

通过富含营养盐的深层水涌升过程,使表层水变得肥沃,从而提高生物的生产力。其主要生态特征包括:

①高的浮游植物生物量和初级生产力,单细胞浮游植物的粒径相对较大;

②浮游动物中冷水性种类和数量比例增加;

③群落多样性较低;

④食物链环节较少;

⑤游泳生物(主要是鱼类)生命周期较短,偏向于 r 选择的类型。

以上生态特征也有助于了解上升流的强度、范围和消长过程。例如,非洲上升流区在大型硅藻水华时,个体较大的隆线拟哲水蚤(*Calanoides carinalus*)这种深层种也大量发展,就从生物种类上佐证上升流的存在。

国外有关近岸上升流区已进行了很多研究。国内以《闽南-台湾浅滩渔场上升流区生态系研究》(洪华生等 1991)报道最为全面,下面对这个上升流区的环境和生物群落结构及生产力等特征作简要介绍。

二、上升流形成与消长过程及上升流区理化要素特征

(一)上升流的形成及消长过程

这个海区包含出现于从甲子到礼是列岛一带的近岸上升流和台湾浅滩南部上升流区两部分(图 10.17),前者是季节性的(夏季上升流区),后者常年存在。

①近岸上升流区:由于夏季本海区盛行西南季风,从而造成近岸水体的离岸运动,引起深层水向上涌升补偿而形成,因此属风生上升流。近岸上升流的消长与范围变动主要受劲吹的西南风强度大小所制约,存在着从夏季形成、强盛到冬季消失的过程。

②台湾浅滩南部上升流区:由底层海流受到地形阻隔而沿着陡坡朝台湾

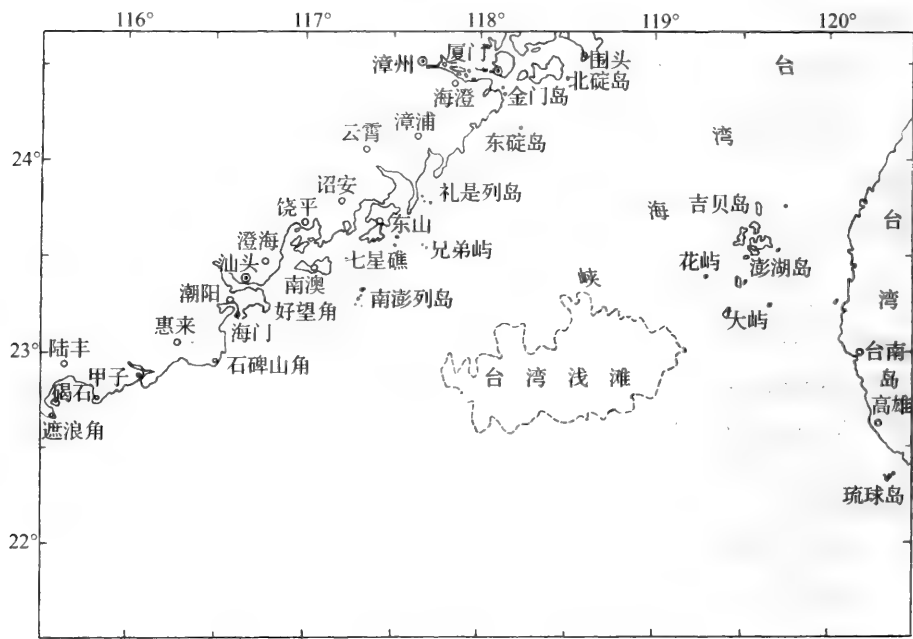


图 10.17 闽南-台湾浅滩上升流区地理位置图

浅滩爬升和风的作用引起的,主要是地形上升流。该处的上升流可能终年存在,但在冬季由于水体垂直混合强烈,各水文要素的特征较不明显。

(二)上升流区理化要素特征

闽南-台湾浅滩上升流区理化参数见表 10.3。

表 10.3 闽南-台湾浅滩上升流区理化因子特征

项 目 \ 上 升 流 位 置	近岸上升流区	台湾浅滩南部上升流区
特征水温/℃	21.70	22.29
盐 度	34.38	34.46
DO/(ml/L)	4.01	4.12
NO ₃ -N/(μmol/L)	3.27	3.70
PO ₄ -P/(μmol/L)	0.37	0.35

近岸上升流区表层水温与外缘海水比较偏低 $2\sim 4^{\circ}\text{C}$, 盐度偏高 $0.5\sim 1.5$, 表现出低温高盐的特征。台湾浅滩南部在夏季也出现低温、高盐, 在 20 m 水层低温高盐特征比表层明显, 并且其温、盐等值线都有朝陡坡急剧爬升的趋势, 至 11 月以后, 这种特征较不明显。

上升流区的溶氧含量也较低, 常呈不饱和状态。例如夏季西南季风盛期, 虽然浮游植物数量很大, 但由于底层低氧水涌升的结果, 沿岸一带测站溶解氧仍有 80% 以上的不饱和区。

营养盐含量方面, 估计夏季上升流输送的 $\text{PO}_4^{3-}-\text{P}$ 、 $\text{NO}_3^{-}-\text{N}$ 、 $\text{SiO}_3^{2-}-\text{Si}$ 的通量分别为 13.2, 88.5 和 274.3 $\text{mg}/(\text{m}^2\cdot\text{d})$, 近岸上升流所输送的氮、磷营养物质分别为真光层生物光合作用所需营养盐的 91% 和 55% 左右。

调查结果表明, 其他一些理化参数也符合上升流区的特征。例如, DOC 含量较高, 这是与较高的初级生产力一致的。在上升流中心区一般营养盐较丰富, 而 DOC 含量却较低, 这是与低 DOC 的深层水涌升中心的外缘海区有较高的生产力有关。

三、生物群落组成的特征

(一) 浮游生物

浮游植物鉴定 298 种, 其中硅藻种类数最多 (171 种), 其次是甲藻 (84 种)。从各类别的细胞总数量看, 硅藻类也占绝对优势, 其他类别数量很少。在表层浮游植物组成中, 有一些适阴性种类可作为出现上升流的佐证, 例如, 圆头形角藻 (*Ceratium gravidum*)、长头形角藻 (*C. praelongum*) 和板角藻 (*C. platycorne*) 等种类的分布, 反映了次表层低温、高盐水的影响。此外, 上升流盛期的种类多样性比上升流弱期或无上升流期的低。

浮游动物鉴定 638 种, 其中桡足类 (228 种) 和水母类 (143 种) 占一半以上。特别是具有上升流指示意义的中、深层种类, 如隆线拟哲水蚤、鼻锚哲水蚤 (*Rhincalanus nasutus*)、放射虫叶丽巾虫 (*Callimitra emmae*) 和展硅蛛网虫 (*Litharachnium temtorium*) 等的出现及数量时空分布, 可作为上升流的指示生物。

(二) 游泳生物

沿岸上升流区的鱼类主要是中上层鱼类, 调查海区主要渔业资源也是中

上层鱼类(金色小沙丁鱼、蓝圆鲹、颌圆鲹、竹筴鱼、鲐鱼、羽鳃鲐和脂眼鲱等),是我国东南陆架上最重要的中上层渔场之一。这些鱼类均属浮游生物食性,包括小型鱼类、桡足类、糠虾类和短尾类的幼虫。它们一般不作长距离洄游,并且是属 r 选择生活史类型。

(三)底栖生物

底栖生物鉴定 405 种,依次为甲壳动物、软体动物、多毛类、棘皮动物、鱼类、腔肠动物、脊索动物。总的看来,底栖生物量比较低,年均值为 10.6 g/m^2 ,生物量组成中以软体动物占优势。

总之,闽南-台湾浅滩渔场上升流区的生物组成多为热带、亚热带种,并且生物种类组成表现出上升流区的生态特征。

四、生产力与能流特点

(一)初级生产力

调查海区的年平均生产力为 $550 \text{ mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$,虽然低于全球上升流区的平均值 [$820 \text{ mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$],但高于沿岸区的平均值 [$270 \text{ mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$](表 10.4)。

表 10.4 各海区初级生产力比较 [$\text{gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$]

海 区	闽南-台湾浅滩夏季上升流区			澎湖岛	浙 江	加 州	秘 鲁	西北非	西南非
	近岸区	浅滩西部	浅滩东南部	夏 季	沿 岸	沿 岸	沿 岸		
初级生产力	0.74	0.86	0.40	0.25	1.25	1.12	1.76	2.00	2.80

(二)消费者产量

根据调查结果,浮游动物生物量全年平均为 $12.8 \text{ mgC}/\text{m}^3$,底栖生物量平均为 10.6 g/m^2 。主要中上层鱼类均属浮游动物食性,摄食桡足类、糠虾、长尾类和短尾类的幼虫以及小虾小鱼。平均营养级仅 2.65 级,属低级肉食性鱼类,这是上升流区能流的重要特点。据估计,第三级产量为 $0.14 \times 10^6 \text{ tC/a}$,相当于(鲜重) $1.04 \times 10^6 \text{ t/a}$,取开发率为 40%,则可开发量(鲜重)为 $0.42 \times 10^6 \text{ t/a}$ 。根据 1971~1998 年间统计,闽南-台湾浅滩渔场的年渔获量(包括

鱼、虾、头足类等)共 4.0×10^5 t, 因此可以认为该上升流区渔业资源已属接近充分利用的海区。

第八节 深 海 区

一、概 述

(一) 生 境 特 征

大洋区是大陆架之外的整个水体和海底(本节主要讨论大洋区的底栖生物群落)。

相对于近岸浅海区而言,大洋区的环境是相对稳定的。大部分大洋表层的阳光充足,浮游植物可以在那里进行光合作用。透光层的下方是大洋最主要的部分,那里光线微弱或因无光而不能进行光合作用。海底部分从大陆架以外的大陆斜坡至深度达 10 000 m 的超深渊带。虽然深海区是地球上最大的生态区,但是,迄今人们对深海区的了解还很不充分。

大洋区在表层水和深层水之间常有温跃层存在,其厚度从几百米至上千米。在温跃层的下方,水温低、变化小。1500 m 以深的水温基本上是恒定的低温($-1 \sim 4^{\circ}\text{C}$)。

表层溶解氧含量是高的,都接近饱和状态,在 500~800 m 之间出现氧最小值的水层,这主要是由于生物的呼吸消耗和缺少与富氧水交换的机会。大洋更深的水体是由北极和南极富氧表层冷水下沉而来的,加上深水区生物数量少,氧的消耗相应减少的缘故,所以含氧量增高。到了深海底部,氧含量又有下降,因为那里生物栖息密度相对地高一些。

大洋区的盐度基本上是恒定的。压力随深度的增加而增加(每深 10 m, 压力增加 1 个大气压),大部分深海区的压力在 200~600 个大气压范围。

深海底部的广大面积都覆盖以微细的沉积物,通常称为“软泥”(soft ooze)。在北方主要是硅藻类的外壳;在其他水域主要是含钙质的外壳,特别是原生动物的球房虫属(*Globigerina*)。

(二) 生物群落组成

大洋上层生产者以“微型浮游植物”占优势,在贫营养大洋区,蓝细菌和固氮蓝藻是重要的自养性浮游生物。浮游动物基本上是“终生浮游生物”。大

洋上层的动物最为丰富,经济价值比较大的有乌贼、金枪鱼、鲸等。大洋中层(200~1000 m)的浮游动物主要是大型磷虾类,它是重要的食物链环节,常与鱼类(主要是有鳔鱼类)结成大群,形成深散射层,白天,深散射层能深达 600 m 甚至 1000 m。这一层的鱼类大约有 850 种。

由于初级生产者个体都很微细,因而大洋水层食物链长(平均可达 6 个环节),营养物质基本上在透光层矿化和再循环。

深海鱼类有角鮟鱇、宽咽鱼、深海鳗和其他多种鱼类。无脊椎动物主要是甲壳类(如等足类、端足类)、多毛类和棘皮动物等,深海动物有不少是真正土生的,如玻璃海绵纲、深海海参纲的一些种类。有很多“活化石”种类,如有柄海百合、腕足动物和玻璃海绵等。在万米以上的海沟里也发现有海葵、多毛类、等足类、端足类、双壳类等,可见,压力和寒冷似乎都不是海洋动物生存的障碍。

深海动物的数量随深度增加而递减。绝大部分水域的生物量都在 1 g/m^2 以下,只有与大陆架相毗邻的深海和高生产力区的深海海底,生物数量才比较丰富。

(三)深海动物的适应机制

深海动物对其特殊的环境有特殊的适应方式:

1. 对黑暗的适应

许多深海动物通过发光器产生它们自己的光线(如灯笼鱼和星光鱼等)。

在深海中层,虽然没有足够的光线进行光合作用,但还有少量光线透入很深的水层(特别是在清澈的热带海洋)。有些动物有特别发达的眼睛,如 Myclophidae 科的鱼类。生活在 200~700 m 深的一些乌贼(Histioididae 科)两只眼睛中有一个特别发达,大眼朝上,小眼朝下。前者可对从上层来的微弱光线产生反应,而小眼可对其本身的发光器发出的光产生反应。在更深的完全黑暗的水层,不少种类的眼睛很小或完全退化。与此相应的是体色的适应。生活于海洋中层的鱼类多呈银灰色或深暗色,无脊椎动物则为紫红或亮红色,甲壳动物也常为红色。这些体色都与海洋中层基本上是没有光线的条件一致的(例如,红光很快被海水吸收)。再深的大洋深处的动物则常是无色或白色的。

2. 对食物稀少的适应

深海食物稀少,动物特别是鱼类,常具有很大的口、尖锐的牙齿和可高度伸展的颌骨,能吞食很大的捕获物(图 10.18)。还有一些鱼类,如鮟鱇鱼(Cerati-

idea)的背鳍高度延伸特化,其上有发光器官起诱饵作用以吸引它们的猎物。

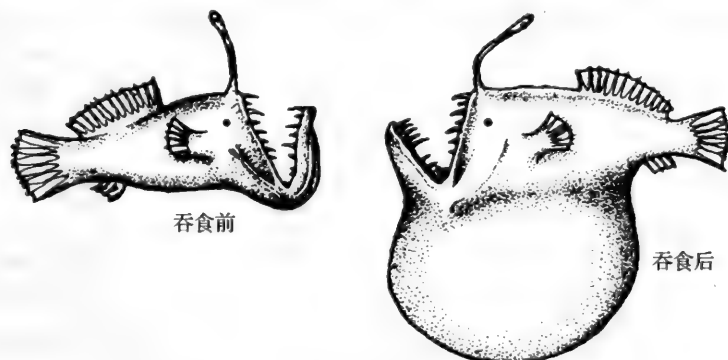


图 10.18 一种深海鮟鱇鱼摄食前后示意图

3. 对种群稀少的适应

在深海种群稀少和黑暗条件下,有的种类的雌性个体具有“补雄”,即雄性个体寄生在雌体上。例如鮟鱇鱼的雄性个体很小,通过嗅觉作用找到雌体后就寄生在雌体上。这种现象对种群的延续有重大的生物学意义。

4. 对高压的适应

由于深海常年低温高压以及高的二氧化碳含量,使得钙的沉淀产生了困难,因此多数深海动物是柔软的,缺少钙质骨骼。此外,多数深水鱼类没有鳔,这样可以减少动物体和外界环境的压力差。

5. 对柔软底质的适应

由于深海多为软泥底质,因此,深海底栖生物都具有长的附肢,丰富的刺、柄和其他的支持方式。例如,深海蟹类的附肢特别长,海绵、水螅虫、海百合都具有长柄,鼎足鱼的胸鳍和尾鳍条特别细长,能以三角鼎立之势站在海底,还可以跳跃前进。

二、深海底栖动物的多样性

深海底栖动物种类很丰富,大部分门类都有深海底栖种类。在超过 6000 m 的超深渊也有很多种类,即使在 10 000 m 的深处,也发现有海葵、海参、多毛类、等足类、端足类、双壳类等底栖动物,可见压力和低温并不是海洋

生物生存的障碍。

从数量上看,那些穴居的小型多毛类在大型底栖动物中最占优势(有时可占总数量的一半以上)。甲壳类(端足类、等足类、异足类)、软体动物(蛤类为主)以及各种各样的蠕虫都是常见底栖种类。有的海域海蛇尾在大型底栖动物中占最重要地位。

深海底栖原生动物主要是有孔虫及新近被发现的新缘种(*Xenophophores*)占优势,后者在超深渊带特别丰富。

深海底栖动物多样性水平很高。据报道,即使在 4700 m 深处,每次拖网都可以发现 196 个大型动物的物种,深海底是发现新种的重要地方。关于深海底物种有多样性的解释主要有两种意见:一是深海环境的长期稳定性导致小生境的分化,每个种有狭窄的生态位;二是捕食性的动物不加区别地捕捉被食动物,避免了产生竞争排斥。此外,还有的学者认为深海物种多样性水平高是与水温低而导致生物代谢和生长率低,达到性成熟所经历的时间也长,减少了竞争优势种的出现机会(见第六章第二节)。

深海(特别是深渊和超深渊)底栖动物种类组成的另一个特点是土著种的比例很高(表 10.5)。有的类别中 2/3 以上是深海独有种。例如,具有钙质外壳的浅水有孔虫在深水被具有蛋白质成分的沉淀颗粒组成的外壳所取代。在浅水区软体的海绵和钙质的海绵,在深水区也多半被具有硅质骨针的玻璃海绵所取代。

表 10.5 6000 m 之下海沟地区土著种的百分比(引自 Barnes & Hughes 1982)

类 别	海沟种类数目	土 著/%	类 别	海沟种类数目	土 著/%
有孔虫	128	43	软体动物		
海绵动物	26	88	无板亚纲类	3	0
腔肠动物	17	76	腹足类	16	87
多毛类	42	52	双壳类	39	85
蠕虫类	8	62	棘皮动物		
星虫动物	4	0	海百合	11	91
甲壳动物			海参类	28	68
藤壶	3	33	海星	14	57
涟虫类	9	100	海蛇尾类	6	67
原足类	19	79	须腕动物	26	85
等足类	68	74	鱼类	4	75
端足类	18	83			

三、深海底栖动物的生物量

深海底栖动物的生物量明显的随深度而下降,如果深度梯度与距海岸的距离相吻合时,这一点尤为明显(图 10.19)。在大部分海底上,生物量(湿重)都小于 0.5 g/m^2 ,还不足浅海底栖平均生物量(200 g/m^2)的 $1/400$ 。超过 5000 m 的超深渊带,生物量仅为 $0.3 \sim 0.01 \text{ g/m}^2$ 。总的来说,深海底面积占整个海底总面积 90% 以上,但其总生物量仅为海洋底栖总生物量的 17% 左右,可见其单位面积生物量是很少的。

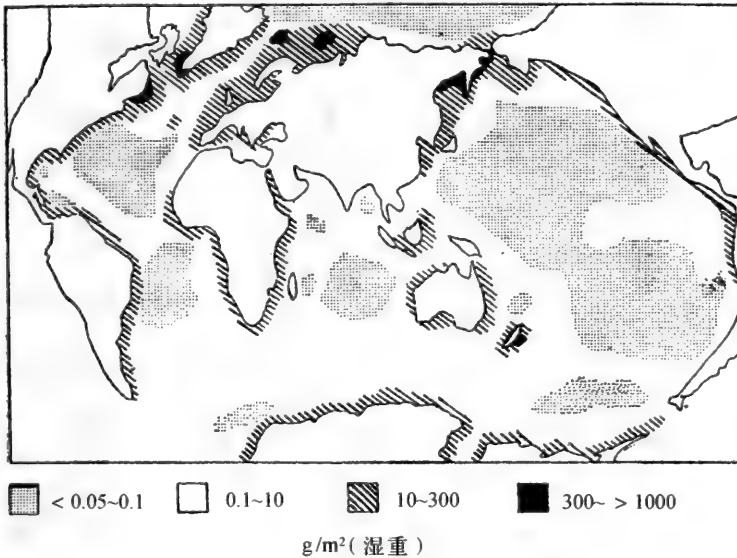


图 10.19 底栖生物的生物量在海洋中的分布
(引自 Barnes & Hughes 1982)

从生物量组成看,海绵、海参和海星常是深海底栖大型动物中最重要的种类(图 10.20)。海绵动物是构成较浅的深海底生物量的重要种类,它们附着在硬质基底上,借助水流滤食小型生物或细菌,在较浅的海底,水流和食物量相对其滤食食性较为有利。另一类是海参,生活在软质底上,多数是食沉积物或碎屑,可以从深海沉积软底上获得有机物质,所以能分布到深渊和超深渊的底部。此外,海星在 7000 m 以内的各种深度海底的生物量也很可观。

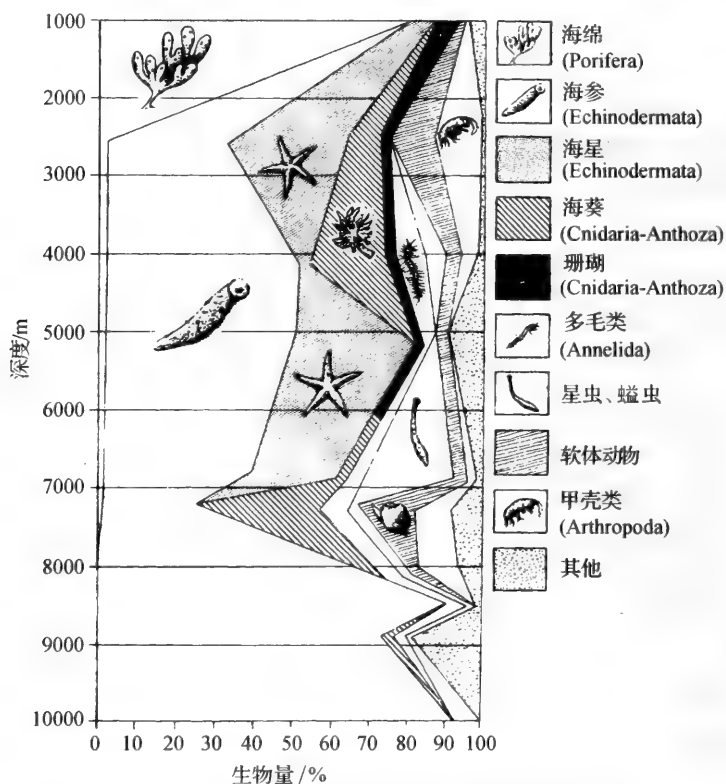


图 10.20 不同深度的底栖动物生物量中各类动物的比例
(据 Friedrich 1965)

总的来说,深海底栖生物的生物量很低,食物稀缺是主要原因。

四、深海底栖动物的食物源和产量

(一) 食物源

深海没有初级生产,底栖动物的食物依赖于真光层的初级生产量,但表层产量大部分被消费者所利用,未被利用的也在沉降过程中不断分解,所以只有很少一部分被转移到深海底。

表层有机物可能通过以下途径作为底栖动物可利用的食物源(图 10.21),它们的贡献取决于下沉速率及其在下沉过程中的消耗。

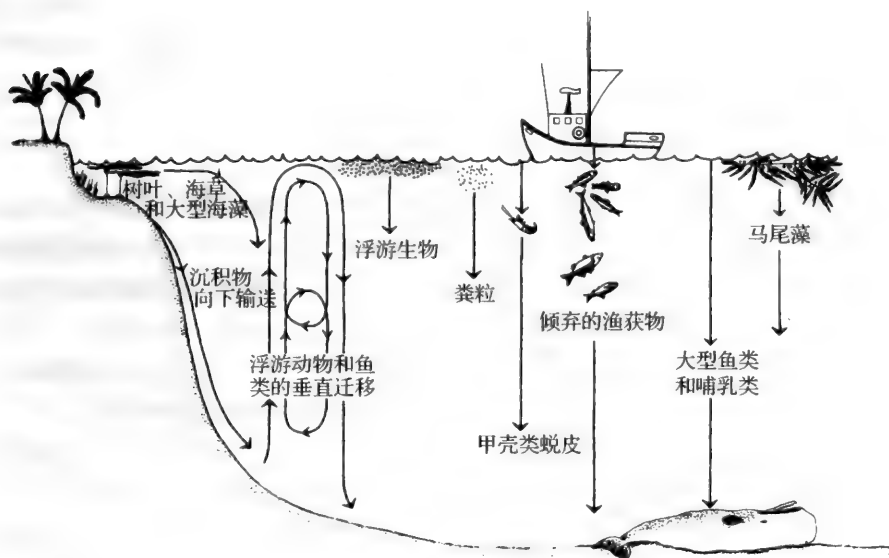


图 10.21 深海生物的潜在食物源 (引自 Lalli & Parsons 1997)

1. 死亡动植物残体下沉

浮游植物通常个体很小,未被利用的细胞下沉速度很慢,多数不能在分解完之前到达深海底。不过,在有些海区(如北大西洋部分海区)的季节性浮游植物水华期,因与浮游动物繁盛期未能很好匹配,因此较多的植物碎屑可到达4000 m深处的海底。沿岸的海藻、海草碎屑有相当部分能被输送到外海,这些大型植物来源的颗粒下沉较快,到达海底前多未被完全分解,可作为深海(特别是较靠近大陆架的深海底)底栖动物的重要食物来源。

在动物方面,表层未被消费的浮游动物残体下沉速度快于浮游植物,但它们也较快地被分解。那些大型动物(鱼类、头足类、哺乳类)的死亡尸体下沉得很快,在下沉过程中被深水层食腐动物不断利用,剩余的部分可到达很深的海底。这部分动物尸体包括被渔民倒回海中的渔获物低值副产品。

2. 粪粒和甲壳类的蜕皮

海洋上层浮游动物(特别是甲壳类浮游动物)排出的粪粒很多,其中还有不少未被消化的浮游植物。浮游动物的排粪过程实际上也将微细的浮游植物“加工”为较大的颗粒碎屑,其沉降速率就加快了。另外,甲壳动物的周期性蜕皮(生长所必需的过程)也是重要的有机颗粒。虽然这部分皮壳是难以被直接

消耗的几丁质,但可以被摄食者肠管内各种分解几丁质的微生物所分解。同时,粪粒和蜕皮在沉降过程中可由微生物作用转变为微生物生物量,供底栖动物利用。

3. 动物的垂直迁移导致有机物质的加快向下转移

很多海洋动物有垂直移动的习性,它们往往在表层摄食后在深层水中排出粪便,或在垂直移动中本身被深水层的捕食者所猎获,这些深层捕食者的粪粒又可快速下沉补充深海底动物的食物供给。某些深海鱼类(如鮫鰈鱼)在幼体阶段是生活在表层,而后移栖到深层,也可成为深海捕食者的食物。

总的估计,透光层生产的有机物质大约只有 5%~10% 沉降到 2000~3000 m 深处,而沉降到 4000 m 以下的深渊或超深渊的数量就更少了。

(二)深海底栖生物的生产力

真光层转移来的颗粒有机物可被底栖动物直接利用,也可通过细菌的利用(或“改造”)再依次转移到各级消费者,细菌是底栖动物食物营养的重要环节。深海沉积物中,细菌生物量是很丰富的,在 4000~10 000 m 这一深度范围,每立方厘米沉积物中细菌最多可达 8400 万个。细菌的生物量虽然很大,但是由于低温、高压环境的限制,产量很低。有人做过实验,和处于同样温度的黑暗条件而压力相当于大气压力的情况相比,深海细菌的新陈代谢速率要慢 100 倍。在深海区 1000 m 处,细菌的生产力可能下降到 $0.2 \text{ gC}/(\text{m}^3 \cdot \text{d})$,在 5500 m 深处,可能降到 $0.002 \text{ gC}/(\text{m}^3 \cdot \text{d})$,因此,消费者物种的生产力必定更低。

目前,关于深海底消费者产量的估计资料很少,但是,可以肯定的是深海底栖动物的生产力是很低的,其原因是食物稀缺导致能支持的生物量很少以及深海特殊的环境压力(如低温)导致生物生长缓慢。例如,栖息于北大西洋 3800 m 深处的一种小型双壳类(*Tindaria callistiformis*),经放射性测定表明,这种双壳类增长速度大约为 0.084 mm/a ,长到性成熟时需要 50 年时间,其寿命大约为 100 年。

第九节 热液口区与冷渗口区

一、海洋中的独特生态类型

1977年,美国深潜器“阿尔文”号在加拉帕戈斯群岛附近 2500 m 深处中央海脊的火山口周围首次发现热液口(hydrothermal vent),其中从烟囱状的出口处涌出的热液温度很高($250\sim 400^{\circ}\text{C}$),而从海底的裂缝中扩散出来的热液温度相对较低($5\sim 100^{\circ}\text{C}$)。当热液与周围海水混合时,温度降至 $8\sim 23^{\circ}\text{C}$,仍比正常情况下 2500 m 深处的温度($2\sim 4^{\circ}\text{C}$)高出很多。同时在热液出口区发现 H_2S 含量很高,而 O_2 含量很低。这种热液口环境中有很丰富的能氧化硫的细菌生活,其生物量可达 10^6 个/ml,并在海底形成厚厚的丝状细菌垫。同时,个体特别巨大的一些蠕虫和双壳类动物特别引人注目,它们与细菌共生,构成特殊的生物群落(图 10.22)。

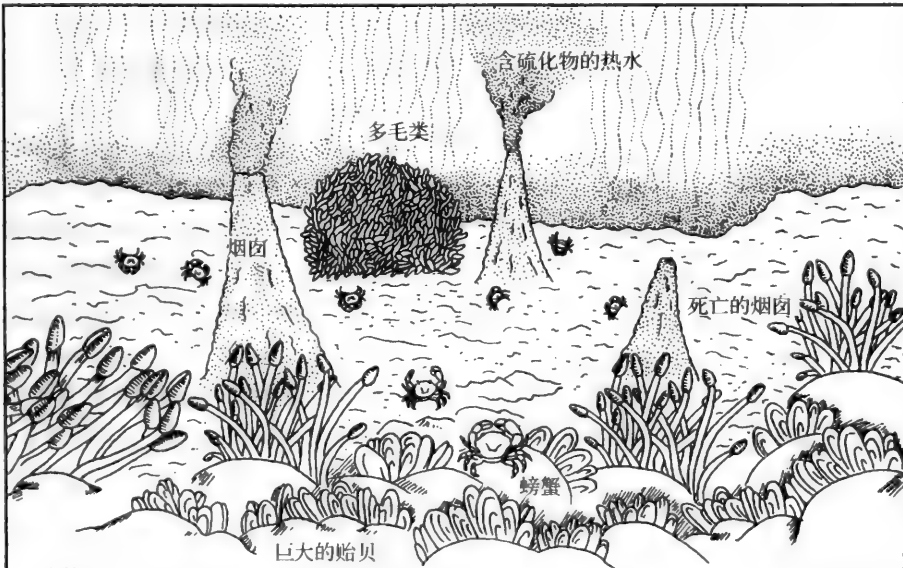


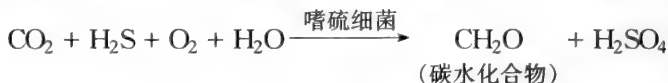
图 10.22 深海热液口及大型动物 (Haymon & McDonald 1985, 转引自邵广昭 1998)

除了深水热液外,海洋调查还发现在浅水带也存在类似深海的热液环境,称为浅水热液口(shallow vent)。例如,在加利福尼亚南部潮间带,也有热液口涌出硫化物和氧化硫的细菌以及摄食细菌的笠贝。不过,在这种浅水热液口的周围潮间带也同时有进行光合作用的底栖自养植物,其中的笠贝则是摄食覆盖在岩石表面的这些海藻。

此外,还有一类称为冷渗口(cold seep)的特殊海洋生态环境。墨西哥湾佛罗里达海崖(the Florida Escarpment)从海底向上延伸,在 3270 m 的海底,发现含有浓度很高的硫化物和甲烷的超盐水(hypersaline water)从海底渗出。同时也发现大量密集成层的白色细菌覆盖在底面上,并出现一些特殊的动物(如巨大的蠕虫、贻贝、蛤类)。不过,与热液口的高温不同,这里水温是低的,因此,称它为冷渗口。

二、化学合成生产

热液口生物群落主要依靠化学合成生产有机物质,那些能氧化硫的细菌氧化热液中的还原性硫化物(H_2S)获得能量,用于还原 CO_2 转变为有机物质,反应需要吸收海水中的分子氧,整个生产过程可用下式概括:



除了氧化硫的细菌外,还有一些其他类型细菌,它们能利用另外的还原物质(如 CH_4 、 NH_3)作为能源形成有机物质。

热液口的化学合成细菌是该生物群落食物链的主要生产者,细菌生产量是很高的,可能是其上层光合作用量 的 2~3 倍,有些地方形成的丝状细菌可达 3 cm 厚。这些细菌生产量是支持着热液口很多消费者生物量的基础,完全不同于通常深海区低生物量的特点。

除了热液口外,冷渗口也是以上述方式进行化能合成有机物的,说明决定这种深海高生产力的最重要的条件是大量还原性的无机化合物。

三、热液口特殊的动物组成

热液口常密集栖息着一些个体很大、身体结构很特殊的动物,其中多数是以前未被发现的种。最初在加拉帕戈斯的热液口发现红色管栖蠕虫,这种长管艳虫(Vestimentiferans)就是一个新属和新种——*Riftia pachyptila*。其长度可达 1.5 m,直径 37 mm,栖管长达 3 m,栖息密度可高达 176 个/ m^2 ,生物

量(湿重)6800~9100 g/m²,生长率85 cm/a。如果加上其他动物,总生物量可超过20~30 kg/m²,相当于其他同类深度底栖动物生物量的2000~3000倍。*Riftia* 还有一特殊的内部器官,称为营养体(trophosome),其中含有大量共生细菌,这些细菌的质量可占蠕虫个体干重的60%(因此有人提出这究竟是一种蠕虫或是一种细菌群落的问题)。还有,这种蠕虫具血红蛋白,能同时携带O₂和H₂S,细菌从蠕虫的血液系统得到H₂S获得能量,利用CO₂和硫化物的氧化生成有机碳,并将部分有机碳转移给蠕虫的组织。

在这一热液口生活的另一种占优势的蛤(*Calyptogena magnifica*)其身体长度可达30~40 cm,鳃组织有团块状的硫细菌共生,软体部也呈红色,表示血液中也含有血红蛋白,而不是像多数软体动物那样是血青蛋白。血红蛋白是一种更有效的携氧者,因而具有这种血色素的动物可能是对海水中氧含量低的一种适应机制。*Calyptogena* 的生长率约为10~60 mm/a。在其他一些热液口区域,也栖息着与上述长管蛸虫和大型蛤的相似种类。此外,有一种巨大的贻贝*Bathymodiolus thermophilus*的鳃上也有共生细菌,同时也直接摄食硬质底部覆盖的自由生活的细菌层。

热液口区域也栖息着其他诸如笠贝类和腹足类等很多动物,其中多毛类是很重要的一类底栖动物,包括食悬浮物的和食沉积物的种类。多数热液口区还有各种蟹类,有的是腐食性者,有的摄食*Riftia*、小贻贝或多毛类。有些热液口海葵很丰富(但未见到其他腔肠动物)。在底栖甲壳类方面,大西洋中部海脊热液口周围有各种小型虾类,密度高达1500个/m²;在太平洋一些热液口,原始型藤壶占优势。与其他深海一样,线虫和底栖桡足类在热液口的小型动物中也占重要地位。热液口附近浮游动物的密度也比周围海水中的高,包括桡足类、端足类和其他浮游甲壳类。一个桡足类新属*Stygioponticus*已记录17个种。不过,鱼类不是这类群落的重要成员,迄今从热液口生境仅记录到5种。

热液口(包括冷渗口)的生物组成中90%以上是属于这类生境的特有种(这种特点与上一节介绍的超深渊海沟类似),已描述的新种约375种(随着调查的深入,还会有更多的新种发现)。软体动物、多毛类和甲壳类占有热液口种类的90%以上,而腔肠动物(除海葵外)、棘皮动物、海绵、腕足类、苔藓动物和鱼类则很少见。总之,热液口和冷渗口生物群落有独特的种类组成,某些种类生物量很大,其他深海生境无法与之相比,但是这类群落的物种多样性并不高,深海其他生境的种类多样性通常都是很高的。

四、热液口环境特征及生态学研究意义

热液口所处的地质过程是动态的,其环境也是不稳定的。而且热液口只有 20~30 年的活动期限,随后它们会被地球内部深处的熔岩和热液流动封住、截断。因此,热液口经历一段时间后会关闭。其中生物会因缺乏食物而迁移消失或死亡堆积在原来热液口处,另一些地方则出现新的热液口。其次,热液口环境是以高温、高 H_2S 含量(可达 19.5 mmol/L)和低氧含量为主要特征,并且这些因子(包括盐度)有较大波动。另外,口处超热水会形成有毒的金属硫化物沉淀。可见,对于绝大多数现存生物来说,那是一个很难适应的生存环境。

对于热液口生物如何适应这种特殊环境问题,已有一些初步的研究成果。例如,对于高浓度 H_2S 环境,某些细菌具有能氧化这些有毒物质的酶系统,并且可以从中获得化学能。一些蠕虫的血液中产生有特殊的结合硫的蛋白质,体壁中有特殊的酶系统可氧化进入细胞的游离硫,从而产生对硫的解毒作用。对于生境仅短期存在的问题,种群具有 r 选择特征,通过快速生长至性成熟及产生很多幼体以便有效扩散,并能在新的热液口区集群,保持种族的繁殖。

研究热液口的环境与生物组成及其适应机制具有重要的生态学意义。热液口的生物群落一般都很小,直径仅 25~60 m,并且持续存在时间不长。热液口(和冷渗口)都属于含硫化物群落(sulphide communities),依赖细菌利用 H_2S 合成有机物,以上特征是与现代生物圈以光合作用合成有机物为主的过程不同。有人认为,因为化学合成细菌是在光合作用藻类生物之前出现的古老种类,因此,最早的海洋食物链应是以化能合成为基础的。还有,从热液口和冷渗口的环境特征看,与生物圈进化初期的海洋环境很类似,因此,一些科学家认为,热液口的环境可能类似于前寒武纪早期生命所处的环境,因而推论地球上的生命可能来源于、并进化于与热液口状况相似的条件,对地球生命起源提出新的研究课题。

本章提要

1. 岩岸、浅海区(包括潮间带至大陆架边缘的水体和海底)是海洋中生产力很高、与人类关系最为密切的海域。潮间带各种理化因子复杂多变,生境最主要特点是交替地暴露于空气和淹没于水中。自潮下带向外海延伸,水文、理

化因子变化梯度逐渐减小。三大功能类群组成有一定的特点,浮游植物个体相对较大;多数底栖动物产生浮游性幼体,生物分布的分带现象明显。游泳生物以鲱科鱼类最为重要,世界渔业大部分捕获量是少数几种生活于浅海区的种类。沿岸、浅海区也是受人类干扰最严重的海区。

2. 岩岸潮间带生物包括附着藻类、附着或固着动物和能移动的各种动物。生物群落垂直分带非常明显,物理因素(主要是暴露在空气中的时间长短)和生物因素(捕食作用和空间竞争)以及生物的适应性是决定分带的主要原因。初级生产力在热带地区主要受高温和强烈光照所限制,在高纬度地区受冰冻和侵蚀的限制,在温带地区水下大型海藻得到充分的发展。

3. 冷温带的潮下带附近多分布着大型褐藻类,它们以固着器附着在硬质底上,以宽大的叶片吸收海水中的营养盐。巨藻可生长到20~30 m,而且生物量很大,形成“海藻森林”,初级生产力超过 $1000 \text{ gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ 。大型海藻叶片上附着微型或小型动植物,各种定居的或临时性栖居在这里的无脊椎动物和鱼类构成复杂的生物群落,海獭(或龙虾)构成这类生物群落的关键种。碎屑食物链是其主要能流渠道。

4. 在水动力学作用较强的潮间带有不同大小沙粒形成的沙滩,沙滩通气性较好,但沙粒之间有不同程度的不稳定性。生活于沙滩的小型动物(沙间动物)个体多介于0.1~1.5 mm之间,它们通常具有适应这一特定生境的形态学特征。沙间生物的生活史也较特殊,产生数量较少但可直接孵出底栖幼体以保证幼体有较高的成活率。大型动物多样性较差,多为穴居的甲壳类、软体动物和棘皮动物。

5. 河口区是潮间带典型的软质底,环境主要特征是盐度变化大和具有滞留营养物质的水文和生物学机制。河口区生物种类组成相对较贫乏,但有的种类生物量很大。潮间带上部(特别是温带海区)沼泽带生长各种盐沼植物(如大米草),在盐沼向海一侧的潮间带和潮下带生长着另一类海草(如大叶藻、海龟草),形成生物量很大的海草场,其生产力也很高。海草场也有各种附生植物,底栖无脊椎动物和鱼类生活。盐沼和海草都是有根、开花植物,这两种生物群落都有保护海岸和向外海底栖动物输送碎屑食物的重要功能。

6. 热带海岸潮间带上部普遍生长着属于不同科的“红树植物”,它们具有表面根、气生根、支柱根等根系以适应淤泥和缺氧环境,果实在树上发芽成幼苗时才掉落插入海滩淤泥中。红树林沼泽常有一些陆生动物,树干和树根部生活着各种附着底栖动物和各种表上、表内无脊椎动物,还有随潮水进入红树林区觅食的各种海洋动物。红树林生产力很高,碎屑有机物丰富,为红树林沼泽和邻近海区消费者提供充足的食物,红树林也具有保护热带海岸的重要生

态功能。

7. 热带沿岸区广大海域分布着珊瑚礁生物群落。由造礁珊瑚(体内有共生动黄藻)死亡骨骼、含钙藻类以及各种软体动物的贝壳共同形成的碳酸钙沉积环境。珊瑚礁生境复杂,生物群落是海洋中多样性程度最高的群落,每个种占据很狭窄的生态位。珊瑚-藻类共生关系具有特殊的生态学意义,使得营养物质并不丰富的海域具有很高的营养循环效率。珊瑚礁生物群落的生产力很高,食物链、食物网结构复杂、初级生产与群落呼吸消耗基本平衡,具有顶极群落的特征。

8. 近岸上升流是海洋中重要的高生产力区,其共同的环境特征(相对于其邻近海区)是温度较低、溶解氧含量也较低,营养盐含量高,盐度也较高,这些特征是较深层水向上涌升的反映。生物群落中的浮游植物粒径较大,初级生产力水平很高,群落的多样性水平较低,食物链环节较少,鱼类多为生命周期较短的,偏向r选择的类型。近岸上升流是海洋的重要渔场。

9. 大陆架之外的大洋区环境相对比较稳定,透光层深度多超过100 m,微型浮游植物构成初级生产者的优势类别,生产力较低,食物链平均达6个环节,营养物质大部分在透光层矿化和再循环。深海动物对黑暗、低温、高压环境有各种适应机制,深海底栖生物的生物量随深度增加迅速递减,但多样性水平很高,并且有很多土生特有种类。深海动物的食物稀少,依靠上方水层沉降的一些尚未完全分解的动植物尸体和有机碎屑为生。

10. 海底火山的热液口存在很特殊的一种海洋生物群落、生活着能氧化该生境中的大量 H_2S 的细菌,通过化学合成生产有机物。这些细菌生物量很大,在海底形成厚厚的细菌垫,并且与一些个体巨大的蠕虫和双壳类等动物共生。软体动物、多毛类和甲壳类占热液口生物种类的90%以上。热液口通常只有20~30年的活动期限,旧的热液口不断被关闭,新的又不断出现。热液口的环境特征可能与生物圈进化初期的海洋环境相类似。

11. 概念与术语:潮间带(intertidal zone),潮上带(supertidal zone),海藻森林(kelp forest),潮下带(subtidal zone),沙间动物(interstitial fauna),盐跃层(halocline),湍流(turbulence),盐沼(saltmarsh),海草场(sea grass bed),红树植物(mangrove plant),红树林沼泽(mangrove swamp),珊瑚礁(coral reef),造礁珊瑚(hermatypic coral),非造礁珊瑚(ahermatypic coral),岸礁(fringing reef),堡礁(barrier reef),泻湖(lagoon),环礁(atoll),虫黄藻(zooxanthellae),热液口(hydrothermal vent),浅水热液口(shallow vent),冷渗口(cold seep),硫化物群落(sulphide communities)

思考题

1. 概述沿岸、浅海区环境和生物组成的一般特征。
2. 举例说明潮间带岩岸生物垂直分布现象及决定种类垂直分布的主要原因。
3. 冷温带海区的潮下带大型藻场的褐藻类植物体有哪些基本结构？它们是怎样吸收无机营养盐的？为什么说海獭是控制很多藻场群落的关键种？
4. 沙间动物有哪些主要类别？它们在形态和生活史有哪些适应方式？
5. 广义的河口湾指哪些生境类型？为什么说河口环境是最易受人类活动破坏的区域？
6. 盐沼、红树林和海草都是有根、开花植物，说明它们的纬度分布和在潮间带的空间分布有何差异？它们的生产力、食物链类型以及在保护岸线等方面有哪些共同点？
7. 简述红树林沼泽的环境特征，典型的红树植物对这种环境有哪些结构上的适应机制？
8. 简要说明珊瑚礁生物分布范围、珊瑚礁生物群落的生物种类有高度多样性的原因以及珊瑚礁生态系统生产力和能流、物流的主要特征。
9. 沿岸上升流区的温度、溶解氧和营养盐含量与其邻近海域有何差别？形成沿岸上升流的主要机制是什么？沿岸上升流的生产力、食物链营养级有哪些基本特征？
10. 大洋区的浮游植物组成、初级生产力水平和食物链营养级有哪些基本特征？
11. 深海底栖生物的生物量分布和物种多样性有什么特点？深海生物的食物来源可能有哪些途径？
12. 热液口的环境和生物组成有哪些特征？这种群落的有机物质生产过程与光合作用有什么不同？

第十一章 海洋渔业资源的科学管理

学习目的:学习本章应掌握可更新自然资源的特点、持续产量和最大持续产量的概念,了解传统渔业资源管理模式及有关的持续产量模型、动态库模型,明确传统渔业资源管理模式的局限性。掌握大海洋生态系的基本概念和管理目标,了解生态系统动力学基本理论对海洋生物资源开放利用和管理的意义,了解海洋增养殖业的基本原理和实践上存在的问题。

第一节 传统的渔业资源管理模式

一、持续产量和最大持续产量的原理

自然资源分为可更新的(renewable)和不可更新的(non-renewable)两大类。生物资源是可以通过生殖过程不断地更新、补充和恢复,属可更新的自然资源。煤、石油等矿产资源一旦被消耗不可能在短期内得到补充与恢复,属不可更新的自然资源。对可更新的资源必须科学合理地开发利用,才能为人类持续不断地提供产品。

(一)持续产量和最大持续产量

资源利用的基本单位是种群,其重要特征之一是在一定的自然条件下,种群的数量(或生物量)是在不断变动的但又不至于无限地增加,也不至于减少到零,而是在相当长的时间内维持在一定的变动水平上。本节以海洋鱼类为例加以说明。

在未开发利用情况下,鱼类种群的总生物量增长到其极限(环境最大负载量)时,因受空间、食物等各种因素的限制而不再增长,这是因为种群所处海区生态系统的负载能力有限。反之,当种群的总生物量未达到其环境负载量时,就会继续增长,就能有剩余生产量可供捕捞而不致使原有的资源量减少。

一个渔业种群生物量的自然增长量(dB/dt ,即种群剩余生产部分)与种群大小(B)有关。当种群生物量处于极低水平($B \approx 0$)或达到最大($B = B_{\infty}$)时, dB/dt 为零;当种群为中等大小时, dB/dt 最大。由此,产生了渔业

持续产量和最大持续产量的概念(图 11.1)。

所谓持续产量(sustainable yield)就是在生态环境基本稳定的条件下,每年从该种群资源中捕捞一定的数量而不影响资源量继续保持在一定的水平上,这种渔获量可以年复一年的获得就称为持续产量或平衡渔获量。换句话说,在种群的每一生物量水平上(低于环境最大负载量)都可以渔获一定产量而不影响种群生物量的保持。当通过科学的开发利用措施而使持续产量达到最大值时,即在不损害种群本身再生生产能力的情况下,从种群资源中持续获得的最大产量,就称为最大持续产量(maximum sustainable yield,MSY)。海洋渔业资源科学管理的目标,就是要使产量达到最大而又不危害资源的持续利用,不造成资源衰退的后果。

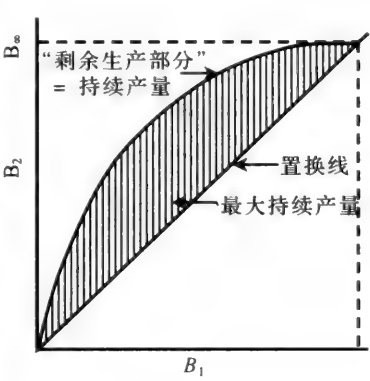


图 11.1 种群大小与渔业产量关系示意图(引自 Pitcher & Hart 1982)

B 为种群生物量, B_{∞} 为最大种群生物量

(二) 捕捞力量、网目大小与持续产量的关系

通过对被捕捞种群数量及其所提供的渔获量变化规律进行的研究表明,种群数量变化取决于某些基本因素。在现代,人类捕捞是最大的影响因素,而捕捞力量和捕捞网具的网目大小对鱼类捕捞死亡率的变化有直接影响。所谓捕捞力量或称捕捞努力量(fishing effect)通常是指特定时间内投入渔业的捕捞生产工具设备的数量和强度,而网目大小则与种群中初次被捕捞的年龄有关。

图 11.2 示在平衡状态下捕捞力量和渔获量的关系。曲线 a、b、c 的形状取决于该鱼类种群的生物学特征。曲线 b 是资源易被破坏的种类情况,随捕捞力量的增加平衡渔获量很快就下降,生育能力差的(如哺乳动物)种类属于这一情况。曲线 a 是多数种类的情况。曲线 c 是资源比较不容易因捕捞力量增加而受破坏的种类的情况。图 11.3 表示同一鱼类种群当网目大小改变时,捕捞力量与平衡渔获量的关系。曲线 m 表示小网目,n 表示中网目,p 表示大网目。当捕捞力量不大时,使用小网目可以提高渔获量;当捕捞力量不断增大时,小网目更容易引起资源破坏,就会出现网目缩小,平衡渔获量随之下降的现象。

这样,在生产实践中对于某个渔场(设捕捞某一鱼类种群),要了解现有捕

捞力量是否需要调整、捕捞年龄应多大才适宜(通过鱼网网目大小调节),才能获得最大持续产量。

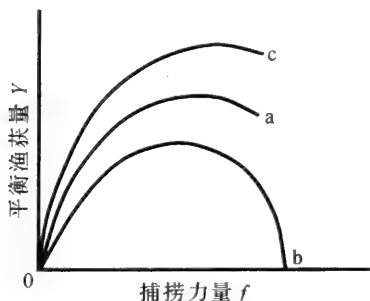


图 11.2 不同种类的总渔获量和捕捞力量的关系

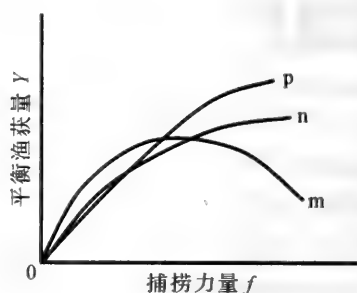


图 11.3 同一种类不同网目的捕捞力量和总渔获量的关系

(三) 过度捕捞

原始种群本身有维持平衡的调节力量。在被开发利用以后,只要捕捞适度,原来的种群仍可保持一定的数量水平。如果捕捞量超过种群本身的自然增长能力,将导致资源量不断下降,表现在总渔获量和单位捕捞力量渔获量随捕捞力量的增加而减少,同时捕捞对象的自然补充量也不断下降,引起资源衰退(甚至最终形成不了渔汛),这就是捕捞过度(overfishing)。

国内外很多传统渔业已经出现捕捞过度。例如,鳕和黑线鳕是加拿大东部和新英格兰沿海具有 200 年捕捞历史的种类,因过度捕捞而逐渐衰退,到 20 世纪 90 年代已基本上形成不了渔汛。我国黄海真鲷由于在 20 世纪 20~30 年代的酷渔滥捕,资源受破坏后至今尚未恢复。黄海的大黄鱼,由于过度利用生殖群体,致使产卵亲体严重不足,补充量锐减,产量急剧下降,引起资源衰退。

通过以上分析可知,传统的渔业资源科学管理的根本目的,就是要达到在现存条件下,从一个资源群体连续获得理论上的最高持续产量(或称最高平衡渔获量)。为此,必须通过研究,了解某一资源对象的最适的捕捞力量和捕捞年龄(网目大小),并采取一些适当的保护资源的措施(如规定禁渔期、禁渔区),避免产生捕捞过度现象,使渔业资源能被人类持续不断地利用。

下面分别介绍两类数学模型。

二、持续产量模型(sustainable yield model)

持续产量(也可称为剩余产量)模型是一种描述渔业产量、捕捞力量与种群剩余生产量部分之间关系的数学模型。

1. 在未开发利用的情况下,根据种群所在海区生态系统的负载能力,其生物量 B 在初始的水平较低,以后增长到它的最高水平 B_{∞} (表示种群在自然条件下所能达到的最大生物量),但不是以恒定的速率增长,其增长率与生物量关系可用图 11.4 表示。当生物量不大时,增长缓慢,中间阶段增长迅速,当生物量逐渐接近 B_{∞} 时,增长又趋缓慢。

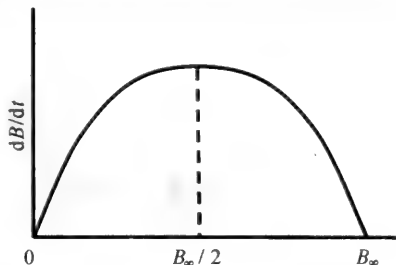


图 11.4 未开发利用时自然增长率与生物量的关系

满足上述条件的种群增长模式可表达为

$$\frac{dB}{dt} = rB \left(\frac{B_{\infty} - B}{B_{\infty}} \right) \quad (11.1)$$

上式为抛物线图形,要使 dB/dt 达到最大值,只要对其求导并令其为零,得

$$B = \frac{B_{\infty}}{2}$$

说明当 $B = B_{\infty}/2$ 时, dB/dt 达最大值,即增长速率最快。

2. 在开发利用的情况下,种群的增长速率还受捕捞的影响,设捕捞死亡系数为 F ,则

$$\frac{dB}{dt} = rB \left(\frac{B_{\infty} - B}{B_{\infty}} \right) - FB \quad (11.2)$$

捕捞死亡系数 F 与捕捞力量 f 成正比,即 $F = qf$

所以

$$\frac{dB}{dt} = rB - \frac{rB^2}{B_{\infty}} - fqB \quad (11.3)$$

上式说明当 $fqB < rB - rB^2/B_{\infty}$, 即渔获量小于自然增长量时, $dB/dt > 0$, 种群生物量增加。反之,渔获量高于自然增长量时,种群本身就要减少相当于超过增重的那部分重量,资源将趋下降,就形成捕捞过度。如果 $fqB = rB - rB^2/B_{\infty}$, 渔获量恰与种群自然增长量相等, $dB/dt = 0$ 。种群生物量不变,则认为种群生物量与捕捞力量处于平衡状态。在这种平衡状态下所获得的渔获量就是持续产量或平衡渔获量,以 Y 表示。

$$\text{平衡状态下} \quad Y = fqB = rB - \frac{rB^2}{B_\infty} \quad (11.4)$$

上式为逻辑斯谛模型,也称持续产量模型,表示平衡状态下渔获量与种群生物量呈抛物线关系。

可得平衡状态下 Y 与 f 的关系:

$$B = B_\infty - \frac{qfB_\infty}{r} \quad \text{或} \quad f = \frac{r}{q} \left(\frac{B_\infty - B}{B_\infty} \right)$$

$$\text{由 } Y = fqB \text{ 得} \quad Y = (qB_\infty)f - \left(\frac{q^2B_\infty}{r} \right)f^2 \quad (11.5)$$

这个式子是持续产量模型的另一种表示,即平衡渔获量与捕捞力量亦呈抛物线关系。

$$\text{设} \quad a = qB_\infty \quad b = \frac{q^2B_\infty}{r}$$

$$\text{即} \quad Y = af - bf^2 \quad \text{或} \quad \frac{Y}{f} = a - bf \quad (11.6)$$

表明在平衡状态下,单位捕捞力量渔获量与捕捞力量为线性关系。

3. MSY 与 f_{MSY}

当 r 、 B_∞ 、 q 等参数(系数)估算之后, Y 、 B 、 f 之间的关系就确定了,并可计算最大持续产量 MSY 以及相应的种群生物量 B 和捕捞力量 f 。

有了多年的渔获量和捕捞力量数据,可以在某些假定条件下估算持续产量和最大持续产量。由于逻辑斯谛模型是以平衡状态为条件,对模型的参数进行估算,需要资料中有几组不同平衡状态下的数据。

$$\text{由 } Y = af - bf^2 \text{ 求 } Y \text{ 最大值,须令 } \frac{dY}{df} = 0$$

$$\text{得} \quad f = \frac{a}{2b} \quad MSY = \frac{a^2}{4b} \quad (11.7)$$

只要算得参数 a 、 b 就可计算得 MSY 及其相应的 f :

(1)如果获得平衡状态下的第 i 年平衡渔获量 Y_i 及其相应的捕捞力量 f_i 的资料。可根据

$$\frac{Y_i}{f_i} = a - bf_i \quad (11.8)$$

依 Y_i/f_i 与 f_i 的一系列相应数据用回归分析方法计算得 a 、 b ,从而算得 MSY 及相应的 f 值。由于难以取得平衡状态下的多组数据,因此这种计算往往造成一些误差。

(2)“一年滞后法”

对于第 i 年的捕捞力量 f_i , 其相应种群大小水平及渔获量, 在第 $(i+1)$ 年表现出来比第 i 年更接近平衡状态。用 $(i+1)$ 年份的单位捕捞力量渔获量 $Y_{(i+1)}/f_{(i+1)}$ 与 i 年份的捕捞力量关系估计的平衡曲线要更好些。

$$\text{即} \quad \frac{Y_{(i+1)}}{f_{(i+1)}} = a - bf_i \quad (11.9)$$

用 $Y_{(i+1)}/f_{(i+1)}$ 与 f_i 对应数据进行回归分析, 算得 a 、 b 。这种计算方法比用 $Y_i/f_i = a - bf_i$ 式的计算有了一定改进。

(3)“一年滞后法”的推广

把第 i 年的单位捕捞力量渔获量, 与前几年的平均捕捞力量相联系, 从相应式子估算 a 、 b , 即:

$$\frac{Y_i}{f_i} = a - b\bar{f} \quad (11.10)$$

式中, \bar{f} 是第 i 年前几年捕捞力量的平均值。究竟取几年的平均值并无定论。估算中, 用于平均的年数并没有严格规定, 应根据不同种群的特性而定。一般相当于该鱼类在加入捕捞群体之后的估计寿命的一半。

剩余产量模式不需要鉴定研究对象的年龄、增长率、死亡率和补充率等参数, 只要有多年的渔获量和捕捞力量资料, 即可满足计算要求, 在我国海洋渔业主要种群资源评估中多有应用。不过, 据报道在应用中发现: ①MSY 的估计往往过高; ②模式难以充分反映出动态环境条件下持续产量的各个特例。

三、动态库模型(dynamic pool model)

动态库模型是把种群作为个体的总和, 因此要分析个体的补充、生长和死亡。这类模型又称为单位补充群体产量模型。

(一) 同龄群体在生命周期中的数量和生物量变动

对某一鱼类种群中的同龄群体, 其一生中的数量因死亡随年龄增加而减少, 各年龄组的平均体重由于生长随年龄的增加而增加到最大体重。其生物量(数量乘以个体平均重量)则呈一个开始增加, 至最大值后又逐渐下降的过程(图 11.5)。因此, 同龄群体在其生命周期中所能提供的捕捞量也是不断变化的。

生长量和补充量使资源量增加, 自然死亡和捕捞死亡使资源量减少。设

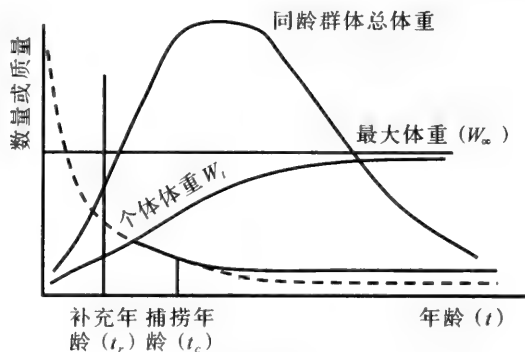


图 11.5 鱼类种群同龄群体在其生命期间数量和质量的变化

某一时期初资源质量为 P_1 , 这一时期末资源质量为 P_2 , 则:

$$P_2 = P_1 + (R + G) - (F + M)$$

式中, R 为因繁殖所增加的资源量(补充量); G 为因生长而增加的质量; F 为因捕捞而减少的生物量; M 是因自然死亡而减少的生物量。假如我们要维持持久产量, 就要使这种群保持平衡, 即 $P_2 = P_1$, 必须

$$R + G = F + M$$

这意味着在资源未利用时期内, 生产量和补充量与自然死亡相平衡。当开始利用资源时还要考虑捕捞造成的死亡损失。

(二) 补 充 量

一个鱼类种群动态的完整模型, 应说明在不同捕捞量的情况下, 补充量、生长量和死亡率是怎样变动的。所要涉及的过程是整个生命周期。图 11.6 中, t_r 为进入补充群的年龄, t_c 为开始被捕捞的年龄, t_λ 为该鱼种群的最大年龄。

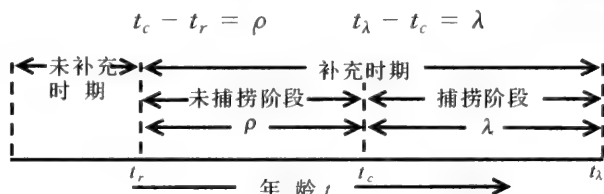


图 11.6 鱼类种群生命周期示意图

与种群数量变动有关的第一因子是补充量。很多种鱼类总是长到一定大小之后才进入渔场。所谓补充,就是小鱼进入被开发区域成为容易与渔具接触的过程。称这新补充到渔场的低龄鱼为补充群,其尾数为补充量 R 。在数学模式上,重要的是参数 t_r ,即补充群的平均年龄。比补充群体小的鱼是补充前群体。实际应用中,补充群的年龄选择可人为规定。

由于补充量预报的困难,在动态库模型中,主要是研究单位补充渔获量 (Y/R)模型,而不是产量 (Y)模型。即估算单位补充最大持续产量 MYR (maximum yield/recruit),而不是最大持续产量 MSY,这个区别务必明确。

(三)鱼类的生长

体重生长曲线往往呈不对称的 S 形曲线,亦趋于曲线上方平行于横轴的最大体重 W_∞ 渐近线(图 11.7)。不同种类的鱼,其生长曲线是不同的。

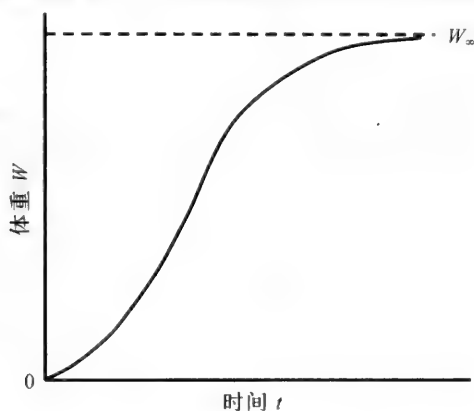


图 11.7 鱼类体重生长曲线

伯塔兰非(Von Bertalanffy)体重增长方程式可表示为

$$W_t = W_\infty [1 - e^{-K(t-t_0)}]^3 \quad (11.11)$$

生长方程式表示了体重与年龄的关系。式中, W_t 是年龄 t 的平均体重; W_∞ 是随年龄增长而增长的渐近体重; K 是决定着趋向 W_∞ 的变动率的一个常数,称为生长曲线的曲率; t_0 是年龄坐标上的理论原点,即各个年龄的生长都遵循着 Von Bertalanffy 生长方程式的情况下体重为零时的理论年龄,因此, t_0 可能小于零。实际上这一方程对于幼鱼并不一定适用。

生长参数计算:生长参数是指 Von Bertalanffy 生长方程式中的 K 、 W_∞ 、

t_0 等常数。对某一鱼类种群, W_t 、 t 是变量(W_t 随 t 的变化而相应变化)。算得 K 、 t_0 、 W_∞ 之后, t 与 W_t 的关系也就确定了。

关于 $W_t = W_\infty [1 - e^{-K(t-t_0)}]^3$ 中参数值的计算

由体重生长方程式可推导出

$$W_{t+1}^{\frac{1}{3}} = W_\infty^{\frac{1}{3}}(1 - e^{-K}) + W_t^{\frac{1}{3}}e^{-K} \quad (11.12)$$

$$\ln(W_{t+1}^{\frac{1}{3}} - W_\infty^{\frac{1}{3}}) = \ln W_\infty^{\frac{1}{3}} + Kt_0 - Kt \quad (11.13)$$

$W_{t+1}^{\frac{1}{3}}$ 与 $W_t^{\frac{1}{3}}$ 呈线性关系, 斜率为 e^{-K} , 截距为 $W_\infty^{\frac{1}{3}}(1 - e^{-K})$ 。在测得各年龄的平均体重后, 则可用直线回归分析方法算得斜率和截距, 计算 K 和 W_∞ 。

$\ln(W_\infty^{\frac{1}{3}} - W_t^{\frac{1}{3}})$ 与 t 呈线性关系, 斜率为 $-K$, 截距为 $\ln W_\infty^{\frac{1}{3}} + Kt_0$, 通过直线回归分析可计算得 t_0 。

(四) 鱼类的死亡

鱼类的死亡有自然死亡、捕捞死亡和总死亡。总死亡是自然死亡和捕捞死亡的总和。进入渔场的某世代的补充群体在达到最初被捕捞年龄之前, 仅因自然死亡而减少。在进入最初被捕捞年龄之后, 自然死亡和捕捞死亡都使其数量减少。

鱼类的死亡研究中用 M 表示瞬时自然死亡(又称自然死亡系数), F 表示瞬时捕捞死亡(又称捕捞死亡系数), Z 分别表示瞬时总死亡(又称总死亡系数), $Z = F + M$ 。

1. 自然死亡系数

$$\text{由 } dN/dt = -MN_t \text{ 得 } N_t = N_0 e^{-M(t-t_0)} \quad (11.14)$$

如果采用种群的世代生命周期, 开始时为开始时间, 即 $t_0 = 0$, 则上式为: $N_t = N_0 e^{-Mt}$ 。

在补充年龄为 t_r , 补充量为 R 时

$$N_t = R e^{-M(t-t_r)} \quad (11.15)$$

上述式子中的必要条件是在该时间范围内自然死亡系数 M 是常数。假定 M 为常数是数学上的要求。

2. 捕捞死亡系数

$$\text{当 } M=0 \quad N_t = N_0 e^{-Ft}$$

在种群数量变动的研究中,往往先测算瞬时总死亡系数 Z ,再分离瞬时捕捞死亡系数 F 和瞬时自然死亡系数 M 。

如果总的渔场面积不变,捕捞力量又是均匀分布,或捕捞力量相对于鱼群密度是均匀分布,瞬时捕捞死亡系数 F 也与捕捞力量 f 成正比

$$F = qf$$

式中, q 称可捕系数(catchability coefficient)。

3. 总死亡系数

$$\text{在捕捞阶段} \quad N_t = N_0 e^{-(F+M)t} \quad (11.16)$$

当捕捞的最初年龄为 t_c , 年龄 t_c 时数量为 R'

$$\text{则} \quad N_t = R' \cdot e^{-(F+M)(t-t_c)} \quad (11.17)$$

$$\text{或} \quad N_t = R' e^{-Z(t-t_c)}$$

瞬时总死亡系数的估算及其分离:

(1) 瞬时总死亡系数 Z 的估算

计算中涉及到一个常用的概念即单位捕捞力量渔获量。在某渔场,总渔获量 Y 被捕捞力量 f 除之,即得单位捕捞力量渔获量(catch per unit effort),简称为 CPUE。

$$CPUE = \frac{Y}{f} \quad (11.18)$$

CPUE 是某水域中鱼类分布密度的指标值,所以它可以用来表示渔场中种群数量大小的相对特征值,即平均相对种群数量的指标。实践中用平均相对资源量指标(CPUE)的比值的自然对数估算 Z 。这方法已被数学方法所证明,其条件要求取样时期可捕系数相同。

同一世代 t 龄到 $(t+1)$ 龄的总死亡 Z 以下式计算

$$Z = \ln \frac{Y_t/f_t}{Y_{(t+1)}/f_{(t+1)}} \quad (11.19)$$

式中, Y_t 、 $Y_{(t+1)}$ 分别表示 t 龄、 $(t+1)$ 龄时的渔获量; f_t 、 $f_{(t+1)}$ 分别为其对应的捕捞力量。

用上式可以计算得各年龄的总死亡系数 Z 。

如果 Z 是稳定的,能得到一个世代在某一时间 t 中的数量,以后由于各种原因而死亡,即

$$N_t = N_0 e^{-Zt} \quad (N_0 \text{ 取 } t=0 \text{ 的数量})$$

$$\text{得} \quad \ln N_t = \ln N_0 - Zt \quad (11.20)$$

$\ln N_t$ 与 t 呈线性关系,斜率为 $-Z$ 。这种方法既可以用于不同时间同一世代的数据,也可用于同一时间不同世代的数据。

(2) 瞬时自然死亡系数和瞬时捕捞死亡系数的分离

捕捞力量变化了,捕捞死亡系数也随之变化,这就导致总死亡系数的变化。

$$Z = qf + M \quad (11.21)$$

如果有一系列对应的 Z 和 f ,就能用统计方法算出 M 、 q 、 F 。

(五) 动态库模型

某种鱼类的种群所提供的渔获量的大小涉及到几方面因素:补充量(R)的多少、自然死亡系数(M)的大小、生长(G)的快慢、初次被捕的年龄(t_c)(即进入被捕捞群体的最初年龄)、捕捞死亡系数(F)等。其中只有最后两个因素:初次被捕捞年龄和捕捞死亡(有时只有捕捞死亡这一因素)是人类能够控制的。动态库模型所要求达到目的是初次被捕捞年龄和捕捞死亡系数应该多大才能获得最大的稳定的产量。然后从管理上提出相应的网目尺寸和捕捞力量的大小等措施。

Beverton-Holt 模型(即动态库模型)是保留生长、死亡等基本变化率不变,从取得的生物学及渔业统计资料中尽可能地估计它们的大小和关系,把它们结合成一个模式,并根据实际需要作一些简化假定。

在一定捕捞强度下,某世代群体在 t 龄时的可能渔获量 Y_w 和相应的捕捞死亡系数 F ,可用微分方程表示:

$$\frac{dY_w}{dt} = FN_t W_t \quad (11.22)$$

以 $N_t = R' \cdot e^{-(F+M)(t-t_c)}$ 与以质量表示的 Von Bertalanffy 生长方程式代入微分方程并积分解之,推导出动态库模型即 Beverton-Holt 产量模型为

$$Y_w/R = Fe^{-M(t_c-t_r)} W_\infty \sum_{n=0}^3 \frac{\Omega_n e^{-nK(t_c-t_0)}}{F+M+nK} [1 - e^{-(F+M+nK)(t_c-t_c)}] \quad (11.23)$$

$$(\Omega_0 = 1, \Omega_1 = -3, \Omega_2 = 3, \Omega_3 = -1)$$

由于要估算 R 的数量有困难,因此以单位补充渔获量(Y_w/R)取代之。单位补充渔获量可以作为渔获量大小的指标值,最大的单位补充渔获量使捕捞的渔获量达到最大,即使在补充量变化时也是这样。

Beverton-Holt 对北海鲽渔业状况和种群动态作了多年观测研究,计算了 t_r 、 t_0 、 t_c 、 t_λ 、 W_∞ 、 K 、 M 等各参数值。以不同的 t_c 和 F 值代入动态库模型计算了相应的 Y_w/R 值,作成等产量曲线图(图 11.8)。AA' 与 BB' 之间构成了 F 与 t_c 的最佳区域。

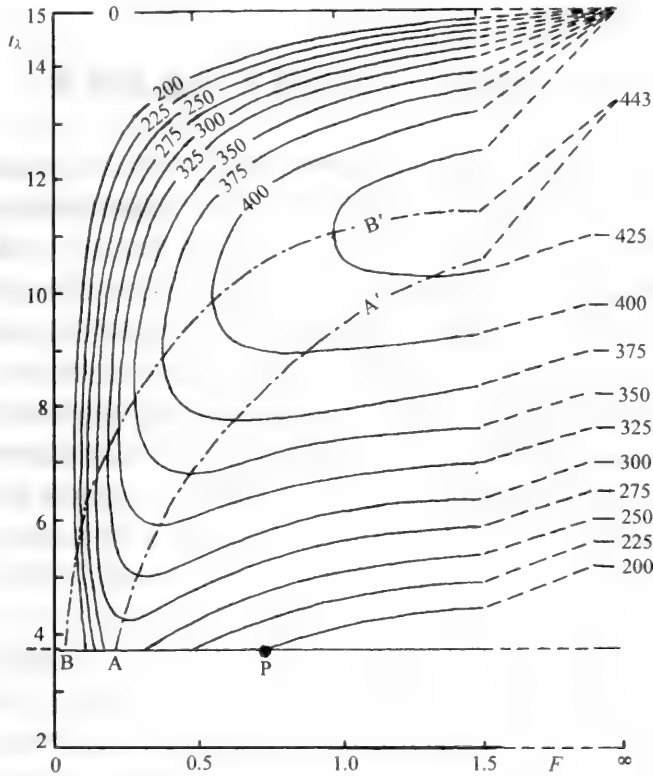


图 11.8 北海鲽的等产量曲线图

根据北海鲽等产量曲线图可以看出,为获得最大渔获量,必须保证拥有相当高的捕捞强度,同时要加大网具的网目,且两者互有关系。图 11.8 中的 P 点,是战前 F 和 t_c 的交叉点,表明战前鲽鱼渔业的实际情况: $t_c = 3.72$ a, $F = 0.73$, $Y_w/R = 194.43$ 。P 点与最高产量有一定距离,即使捕捞力量再进一步增大,持续渔获量也不会增加。如果 F 不变,要提高 Y_w/R ,须把 P 点向上移动,就要扩大网目尺寸。如果扩大网目尺寸有实际困难,也要调整捕捞强度,减少捕捞力量,把 F 下降到 0.2 左右, Y_w/R 才能有所提高。在提出网目尺寸或捕捞力量的调整时,必须考虑到计算时的误差及某些实际上的困难,

要根据实践的情况检验调整的效果。因此,调整必须是逐步的。

上述管理模式是以单种群为对象的,这在北方海区只有少数优势种很明显的情况下比较容易处理。在热带、亚热带(包括暖温带)海区,优势种往往较多,经常是好几个种类处于类似的生态位,它们之间的竞争很激烈,所以又发展了研究多种群(混合种群)的数学模型。

四、传统渔业资源管理模式的局限性

传统渔业资源管理主要是通过调整捕捞网具的网目大小(即初次被捕捞至年龄)和捕捞力量来达到获得最大持续产量的目标,其前提是渔场长期保持环境和生产力等条件的基本稳定。但是,海洋生态过程是动态过程,很多生态因素的变化会相应引起生态过程发生变化。渔业对象的数量变动也不仅是受到人类捕捞力量的影响,还受到整个海洋生态过程变化的影响,而改变生态动力学过程的因素有自然因素、人为因素和生态系统本身的内在波动。这些变化都会直接或间接对渔业生产海区的产量产生影响,进而导致渔业资源种群的剧烈波动。例如,气候变化和海流水文结构的变化将引起浮游动物数量的剧烈波动,从而影响鱼类的食物供应条件和资源种群补充量和最终的渔获量。营养盐类和其他污水的过量排入海中,将会造成对渔场环境质量的极大危害,沿海大型水利工程建设和其他港口建设也将影响沿海环境。因此,单从控制网目大小和捕捞力量往往难以保证渔业资源的可持续利用。

世界渔业产量近 20 年来有很大提高,水产品总产量已达亿吨左右,我国至 1997 年水产品产量已超过 2000 万 t。但是,当前海洋渔业有一个很明显的特征,即传统渔业资源已经衰退,很多种类不能形成渔汛,取而代之的是一些生命周期较短的小型种类,种间更替非常明显,资源质量大为下降。而且,小型种类的生活史类型将可能降低渔业资源本身的稳定性。另一方面,已经出现一系列影响海洋渔业可持续发展的变化,例如,沿岸海区由于污染加剧和人为对环境的破坏,导致基础生产力不稳定甚至大幅度下降,生物多样性水平也在下降(特别是底栖动物),渔业环境总体上呈逐渐恶化的趋势。面对这些新的变化,不能仅从渔业生产本身来考虑渔业资源的可持续利用问题,还应对近海大海洋生态系的结构、功能和受控机制及其变化与反馈有深入的了解,才有可能遵循可持续发展的规律开发利用海洋及其生物资源。

第二节 大海洋生态系的管理

一、大海洋生态系的内涵

(一)大海洋生态系的一般概念

近二三十年来,由于世界各国对近海渔业资源的过度利用,很多传统经济种类资源衰退,导致一些小型低值种类增加,渔业资源的结构发生了很大变化。人们逐渐发现,只进行单种鱼类的研究而不考虑海域理化因素的变化以及捕捞对象与其他种类之间的相互关系和影响,资源管理目标往往难以达到预期效果。因此,渔业生态学家开始探讨多种类资源的评估与管理,并提出一些多种渔业资源管理模型(如多种类渔业生态系统模型),其特点是将鱼类作为一个海洋生态系统的主要组成部分,研究在复杂的生态环境中多种鱼的数量变动,采取适当管理措施以增加产量和提高经济效益的途径。另一方面,随着海洋许多珍贵鱼种由于过度捕捞而濒临灭绝,一些国家相继制定法规,对这些海洋生物的捕捞量实行限制,以便使这些资源得以恢复。但是,由于很多海洋生物(尤其是鱼类)具有洄游习性,一个国家保护,另一个国家捕捞,单方管理也将收不到预期效果。这种情况使人们逐渐认识到只有通过国际间协调、综合管理海洋生物资源,才可能收到效果。大海洋生态系的概念就是在以上两个背景基础上形成的。

1984年,美国海洋大气局的 K. Sherman 和罗得岛大学的 L. Alexander 首先提出大海洋生态系(large marine ecosystem, LME)的概念。大海洋生态系要符合以下条件:

①大海洋生态系的面积一般要在 20 万 km^2 以上,主要包括从沿岸到陆架边缘水域;

②具有独特的海底深度、海洋学特征和生产力特征;

③生物种群具有适宜的繁殖、生长和营养(食物链)的依赖关系,组成一个自我发展的循环系统;

④对污染、人类捕捞和海洋环境等因素的压力具有相同的影响和作用。

大海洋生态系是一个新的海洋资源保护、管理的概念,它有利于跨国研究、监测、管理和持续利用海洋生物资源,已引起各国的广泛关注和积极响应,一些国际组织(如联合国粮农组织、联合国环境发展署等)和国家机构(如美国海洋大气局等)已参与相关的行动计划。目前全球已确定诸如波罗的海、地中

海、东海、黄海等 50 个大海洋生态系,这些大海洋生态系全部位于大洋盆地和大陆架周围,周边从单个国家到几个国家不等。绝大多数大海洋生态系面临捕捞过度、环境污染严重、海洋生物栖息地质量下降等问题的困扰,已到非采取对策不可的地步。

(二)影响大海洋生态系质量的因素

影响大海洋生态系质量的因素是多方面的,既有人为的因素,也有自然的因素。

人类的不合理捕捞活动是导致大海洋生态系变化的重要原因。近几十年来,由于对大陆架内海区的过度捕捞,造成经济价值较高的鱼类资源衰退,传统渔业产量不断下降;与此同时,其他经济价值较低的种类则可能繁殖很快,引起原来的资源结构发生变化。

大海洋生态系多处在沿岸大陆架区,也使污染成为系统外部人为影响的另一重要因素。污染物质多种多样,如石油开采、运输中造成的石油污染,工厂产生的各种重金属、有机质污染,沿海城市生活污水以及江河带来的农药、化肥和矿山开采的各种污染物质,等等。

此外,沿岸大型海岸工程建设会导致海区环境改变,包括改变水流方向、加快淤泥沉积和阻断溯河鱼类的洄游通道等都可能影响大海洋生态系的质量。

自然环境的改变是影响大海洋生态系正常运转的另一类基本因素。例如,造成全球气候异常的厄尔尼诺现象,在海洋中表现为大范围水域温度异常增高,对一些大海洋生态系有明显影响(如秘鲁鳀鱼大幅度减产)。

自然环境波动还包括海流流向改变正常轨迹,影响水温分布,在上升流区则会影响真光层下方富营养水涌升的强弱和范围,形成营养盐含量的波动,从而会影响初级生产力,进而影响鱼类的资源量。

所谓“自然猎捕”也会对系统内的生物结构产生影响,最突出的例子是澳大利亚大堡礁大海洋生态系。大堡礁除了人类活动造成破坏以外,由于海星大量繁殖,严重破坏了珊瑚礁生态系统,导致优势种被取代,底栖生物群落结构发生变化。

大海洋生态系的质量主要以系统的稳定性和生产力水平为判断的依据。系统的稳定性表示它对外界压力(或干扰)的承受能力。虽然大海洋生态系对外界影响的承受能力比小生态系的强,但如果外界压力超过一定的阈限,系统照样会衰退和不稳定,原来维持相对平衡的结构就会改变,生产力水平也会受

到影响。

二、大海洋生态系的管理目标与实践

(一)管理目标

世界海洋渔业的管理方向将由过去的开发型向管理型转变,从单种到多种资源管理并向着整体、系统水平发展。一般认为,大海洋生态系管理的基本目标包括:

①持续利用海洋生物资源,这是最基本的管理目标。为此进行的限制捕捞力量、增大网目孔径、划定禁渔区和禁渔期等,都是为了达到持续开发利用的目的而制定的措施。

②保护业已衰退的某种渔业资源,使之有生息和恢复的机会,防止生物群落结构发生大的改变。大海洋生态系管理中,各参与国通过补贴或制定法规鼓励渔民捕捞其他鱼类资源,即改变传统的渔业结构,就是为了达到恢复原有重要资源的目的。

③通过大海洋生态系的管理,最终实现增加经济效益和渔民收入的目标。

(二)大海洋生态系管理的实践与存在问题

大海洋生态系管理是新近提出来的课题,目前还处在初期阶段,而且由于牵涉面很广,迄今尚无完整的成功经验。

从资源保护方面看,已在控制捕捞力量、扩大网目和禁渔期、禁渔区等方面采取一些行动。从资源增殖方面看,已经在种苗放流和保护幼鱼、投放人工鱼礁以吸引鱼类和防止有害的拖网作业等方面采取一些措施。

对于比较易于推行综合管理的单国边界的大海洋生态系也已开始进行管理,澳大利亚的大海洋生态系就是其中一例,其综合管理的目标是:①捕养并存;持续发展;②逐步消除海星对珊瑚礁的破坏;③防止陆源污染与人为破坏。美国也已为单独管理的大海洋生态系建立了相应的综合管理机制。另外,南极被认为是最成功的大海洋生态系管理区。在大规模捕捞该海域渔业资源之前,国际社会就共同签署了“保护南极海洋生物资源公约”,并派科学家长期监视监测该海域生物量变化的动态,为资源的持续利用打下基础。

但是在海洋生态系的管理实践中也遇到了一些困难,主要的问题是如何搞好不同国家之间的合作与协调。例如,美国东北大陆架大海洋生态系的

措施虽然已在美国得到执行,但难以控制外国渔船的捕捞,渔业产量仍连续下降,有些种类已濒临灭绝。又如,我国黄海大海洋生态系早已开始对虾放流增殖并取得了可喜的成果,但是,只有中国从事放流工作而周边国家朝鲜和韩国只管捕捞,挫伤了我国从事这一工作的积极性。在大西洋,从 1986 年到 1992 年,各国渔船在大西洋的捕捞量超过商定捕捞量的 15 倍。通过以上的事例,说明了国际间的有效合作对实现大海洋生态系综合管理目标的重要意义。

除了上述国际间的协调以外,大海洋生态系的管理还有另外一些必须深入研究的重要课题。例如,一个生态系统内某一物种受到过度捕捞而衰退后,有的种类经过一段时间(如几年)的调整,单产就可能恢复到原来的水平,有的种类则不然。据报道,20 世纪 40 年代,美国加州的沙丁鱼由于过度捕捞,几乎濒临灭绝,虽然以后采取了严格的控制措施,但至今未能形成有商业价值的渔汛。因此,对于不同的海洋生物资源种类的存活、生长、繁殖和分布的受控因素和受控过程等渔业生态系统的内容都还必须进行更多的研究。还有,在一个已经受到干扰的大海洋生态系,采取限制渔业捕捞量、保护栖息地和防止海洋污染等措施后,能以多快的速度恢复,最终能否保证获得原先系统的良性状态水平,环境的变化或人为的干扰对不同系统产生的生态效应的主要表现是什么,等等,这些问题同样也有待开展更深入的有关海洋生态系统动态调查研究。

三、生态系统动力学研究

综上所述,传统渔业资源管理的基本模式并没有包括影响渔业资源变动的诸多因素及其作用的机制,因此,必须找出导致各个生态系统变化的主导因素,不仅包括过度开发利用的问题,还应包括污染、环境和全球变化等因素,分析这些影响因素的相对重要性及相互作用规律。在这些影响因素中,生产力动态、食物链、补充量、种群替代现象、生物量波动以及物理化学影响的生物学过程是其中的重要研究课题,由此可见,生态系统动力学是大海洋生态系管理的理论基础。

“全球海洋生态系统动力学研究计划(GLOBEC)”已于 1995 年被确定为“国际地圈-生物圈计划(IGBP)”的核心计划。其目标是:提高对全球海洋生态系统及其主要亚系统的结构、功能以及它对物理压力响应的认识,预测海洋生态系统对全球变化的响应。其主要任务包括:①认识多尺度的物理环境过程如何强迫大尺度的海洋生态系统变化;②确定生态系统结构与海洋系统动态变异之间的关系,重点研究营养动力学通道、它的变化以及营养质量在食物网中的作用;③

使用物理、生物、化学耦合模型确定全球变化对群体动态的影响;④通过定性、定量反馈机制确定海洋生态系统变化对整个地球系统的影响。

GLOBEC 实施计划由国际核心研究计划、区域研究计划和国家研究计划三个部分分别进行又相互衔接。同时,它们都与生物资源可持续利用问题相联系。人们在关注人类活动和气候变化对海洋生态系统影响的同时,特别关注它对海洋生物资源及渔业补充量变化的影响。例如,日本的 GOLBEC 主要研究浮游动物和微型浮游动物种群动态,西北太平洋中上层鱼类交替机制,中上层鱼类种群及生态系统长期变化与亚北极涡流营养动态,西边界流(如黑潮)生态系统是其重要研究区域,狭鳕-磷虾-气候是一个主要研究课题。美国 GLOBEC 主要研究目标是测定控制海洋浮游动物和鱼类动态的大气压力、物理过程、生物过程之间的联系和耦合度,进而评估和预测气候变化对海洋生态系统的影响。大西洋乔治滩海域是其第一个重点研究区,研究内容包括历史资料分析、宽尺度和细尺度的过程调查、长期监测和模型研究。同时,具有风生陆架特点的加利福尼亚海流系统将是其第二个重点研究区。

海洋生态系统动力学研究还处于刚起阶段,中国是开展这方面研究较早的国家之一,目前国家层次的 GLOBEC 正在实施。

我国近海海洋生态系统动力学研究目标的核心是认识海洋生态系统的变化规律,并量化其动态变化,以生态系统的关键物理过程、化学过程和生物生产过程及其相互作用进行重点研究和建模,对生物资源开发利用的可持续性进行探讨和预测。优先研究的领域包括:①生态系统结构、生产力和容纳量评估研究。评估近海海洋生态系统各级生产力及其影响因素,研究浮游动物种群动态对各级生产力的控制作用,确认近海生态系统结构类型和生态容纳量;②关键物理过程研究。确认影响海洋生产力的关键物理过程(包括多尺度的物理过程,如湍流、层化、锋面、混合层、上升流、环流等),研究沿海气候和海洋要素变化对海洋生产力的影响,进行关键物理过程数值模拟研究;③生源元素生物地球化学循环和生物生产过程研究。研究碳等生源元素的传输规律、生物碳泵的作用、微型生物在生物地球化学循环中的作用,查明基础生产力转换效率和动态变化,进行新生产力研究;④食物网和营养动力学研究。研究近海生态系统食物网结构特征,侧重于营养动力学通道及其变化和营养质量在食物网内的作用,定量捕食者与被捕食者相互作用,以及与环境变化的关系;⑤生物资源补充量动态和优势种交替机制研究。主要资源种类亲体与补充量关系,确认物理过程对种群动力学的影响,研究优势种交替规律,定量环境变化、捕捞压力和种间相互作用对优势种的作用程度;⑥生态系统健康状况评估与可持续性优化技术。评估过度开发利用、环境污染和全球变化对资源生产力

和生物多样性的扰动程度,研究近海生态系统资源环境健康状况及其复原能力,探讨持续性海洋生态系统优化技术;⑦生态系统动力学建模与预测。发展物理-化学-生物过程耦合模式,建立典型海域生态系统动力学模型,检验海洋生态系统胁迫反应能力,预测生态系统动态变化(唐启升、苏纪兰 2000)。

第三节 海洋水产生产农牧化

一、海洋农牧化生产的内容与理论依据

(一)什么叫海洋水产生产农牧化

通俗地说,海洋生产农牧化就是类似在陆地上栽培粮食、蔬菜、水果和饲养家畜家禽以及放牧牛羊那样的农业化和牧业化生产方式,就是通过滩涂内湾的养殖和向海里投放经中间培育苗种的增殖放流两种生产方式来大幅度提高海洋水产品的产量。

1. 农业式生产方式

这种生产方式被形象地称为“耕海”,也可称为浅海农业或栽培水产业。生产范围大致在潮间带的滩涂沼泽到等深线大约在 20~30 m 以内的海岸带地区。耕海的生产方式主要有:

①滩涂、礁盘养殖:在潮间带滩涂或礁盘进行的生产活动,如牡蛎、缢蛏、泥蚶和麒麟菜、江篱等的养殖。

②浮筏式养殖:在潮间带或潮下带设置浮动筏架,根据要求在不同水层挂养对象生物,如海带、扇贝、贻贝、牡蛎等。

③网箱式养殖:在近岸水域或天然港湾中,利用框架装配成各种形状的网箱,养殖鱼、虾、贝类的集约化养殖方式。

④池塘养殖:在潮间带修建池塘或在天然港汊入海口筑坝修闸,纳入海水以培养虾类、鱼类等。

2. 牧业式生产方式

牧业式生产就是指放养式(放流式)生产,把鱼虾苗在育苗场里培养一个阶段后,再将这些经中间培育的苗种投放到自然海区去索饵和生长发育。这种生产方式虽然不如耕海效力高,单位面积产量也低得多,但由于自然海区面积广阔,总的产量就很可观。当然,放流式生产方式要取得成效,除了培育健

壮苗种外,还必须研究诸如放流海区的生态系统结构、功能特征,放流对象的生物学、生态学特征以及解决回捕率较低等一系列理论和实际问题。

(二)海洋生产农牧化的原理

农牧化包括“养”和“放”,目的是利用广大海域的自然生产力和生产空间以提高水产品的产量,它有一定的理论依据。

渔业生物学和生态学的研究表明,可捕量与资源量有关,而资源的补充量不仅与亲鱼数量和捕捞因素有关,同时也受到整个补充过程海洋物理、化学和生物学等过程的剧烈影响。因而形成“单位年补充量的可捕量理论”(a theory on the maximum catch per annul recruitment),这一理论着重研究资源补充与种群数量关系,确定如何从单位年补充量中获得最高渔获量。

自然种群的补充量不仅取决于亲代的产卵量,更重要的是取决于孵出的幼体的成活率。由于刚孵化的幼体很脆弱,容易成为其他动物的食物,而且对各种环境压力的承受力很差,海区中幼体的食物也有很大波动,因此幼体的生存能力很差,死亡率特别高,导致种群的自然补充量也呈现很大的波动性。增殖放流就是根据自然种群补充过程各阶段中,幼体的死亡率最高这一规律,通过人工繁殖苗种,经过中间饲养后放流的方法可提高幼体在海区的成活率,也就是等于人为地提高资源种群的补充量。同时,利用海区丰富的天然饵料让这些强壮的苗种在自然海区生长、发育,就能增加自然海区的种群数量,达到资源增殖的效果,其结果是可以提高最适渔获量。

“耕海渔业”则是在港湾或池塘利用天然饵料(营养)或以人工投饵方式进行的“圈养式”养殖生产。它既可将港湾、滩涂等广大面积充分利用起来,又可以通过加强管理(包括培育优良苗种、清除敌害等各种措施)达到高密度集约化生产,提高单位面积产量。而且这种生产方式投入少、见效快,是提高海洋水产品产量的最直接途径。

二、海洋水产生产农牧化的实践

很多国家通过海洋水产养殖提高水产品产量,养殖种类主要有大型藻类、贝类、对虾类和鱼类。

我国劳动人民早就对某些海洋生物(如缢蛏、牡蛎、蚶等)进行过人工或半人工养殖,近几十年来,海洋水产养殖业有很大的发展。50年前,我国著名海洋科学家曾呈奎建立的“海带夏苗人工低温培养法”获得成功,并推广海带养

殖南移至浙江、福建,现在我国海带年产量(湿重)已经达到 200 万 t,相当于以前野生海带最高年产量的数千倍,成为世界海带养殖大国。随后,又成功进行紫菜人工养殖,裙带菜、江蓠等大型海藻的养殖也有一定规模。从生态学角度看,海带、紫菜等海藻养殖不仅可以收获大量的海藻产品,而且对缓解沿岸内湾富营养化状态有很重要的意义。

海洋动物养殖方面,20 世纪 70 年代先后成功地开展大规模的贻贝、扇贝养殖,其中贻贝到 1971 年达到约 50 万 t 的产量(鲜品),扇贝目前的年产量已达到 80 万 t。此外,牡蛎、菲律宾蛤仔也是很重要的养殖种类,养殖规模和养殖技术也在稳步提高,这些贝类主要摄食浮游植物,因此,与藻类养殖一样有减轻滩涂、内湾的富营养化压力的作用。

对虾人工育苗和养殖是 20 年前开始发展起来的,并迅速形成群众性养虾高潮,至 1992 年,产量已达 20 万 t 左右,成为水产品出口创汇的支柱产业。养殖品种包括中国对虾、长毛对虾、日本对虾、斑节对虾等(近年来在有淡水源的垦区引入南美白对虾试养)。但从 1993 年起,对虾养殖生产就出现大面积的病害蔓延,年产量迅速下降到 5 万~6 万 t 的水平。

海洋鱼类养殖起步较晚,但近年来内湾网箱养殖发展很快,主要养殖对象是一些产量和价值都较高的种类,如石斑鱼、真鲷、黄花鱼、牙鲆等。目前我国海洋鱼类养殖产量还不高(仅 10 多万 t),估计还有较大的生产潜力。除了港湾内进行网箱养殖外,还在围垦区内进行养殖,例如,台湾省的遮目鱼养殖生产的面积超过 20 万亩($1 \text{ 亩} = 666.6 \text{ m}^2$),年产量达 4 万 t 以上。

除了上述鱼虾贝藻外,其他一些海洋动物也很有可能在不久的将来成为海水养殖的重要种类,其中海参、海胆、螃蟹等 20 多种无脊椎动物已在进行养殖了。

总之,我国海水养殖业 50 年来有很大的发展,从 20 世纪 50 年代初的不足 1 万 t 发展到 1995 年的 400 多万 t,并且还有增产潜力。但是,海洋水产养殖业在蓬勃发展的同时,也存在不少问题,主要是不少地方盲目发展生产造成过度养殖并加速养殖水域(包括近岸、内湾)的富营养化进程以及养殖对象出现的病害蔓延问题,阻碍水产养殖业的可持续发展。解决这些问题的根本依据还是生态学的基本原理,其中最主要的是确定养殖区的养殖容纳量,避免出现过度养殖以及通过科学的种类混养搭配,促进养殖水域生态系统的能流和物流渠道畅通,当然还必须提高养殖技术和病害防治技术的水平。这些课题的研究内容十分丰富,需要广大水产科技工作者的努力和广大水产生产者的配合,才能保证我国海水养殖业真正实现可持续发展。

在海洋牧业方面,我国还处在起步阶段,已有一些种类(如对虾、海蜃)进

育苗种放流实践。不过,国外进行的一些实践值得我们借鉴。例如,日本、加拿大、美国和前苏联等国家每年进行溯河性鱼类苗种增殖放流已超过 20 亿尾,其中主要是大麻哈鱼属(*Oncorhynchus*),占 90%。日本北海道约有 160 条河川支流均有大麻哈鱼的产卵场,每年人工放流经中间培育的苗种数量达 5 亿~8 亿尾,以较低的 2% 重捕率计算,可生产 1000 万尾(约 3 万~4 万 t),其产值为放流成本的 20 倍。此外,日本还进行一些非溯河洄游海洋鱼类(如远东拟沙丁鱼 *Sardinops* spp.、太平洋鲱 *Clupea pallais* 和真鲷 *Pagrus major* 等)的增殖放流试验。在甲壳类方面,日本对虾人工苗种放流量每年达 2 亿~2.5 亿尾,经 4~5 个月海中生长可达 11~12 cm 商品规格,回捕率 0.5%~5%,个别渔场可达 10%。日本还进行了三疣梭子蟹(*Portunus trituberculatus*)及多种贝类的增殖试验。虽然总的看来,增殖渔业还处在初始阶段,但可以确信其前景是很广阔的。

我国海洋牧业研究的主要内容是:研究增殖对象的放流时间、地点与数量,提高放流效果;研究种苗阶段的营养与成活率,加强种苗放流前的中间培育。此外,还应研究增殖对象的最适生长期,更有效地发挥水域生产力。我国的对虾、真鲷、黑鲷、大黄鱼、小黄鱼、鳓鱼、梭鱼、斑鲷等均是可供试验的优良对象。它们中有的种类过去是某一海区的地方优势种,有的食物链级次较低,这些种类的生态习性和人工繁殖的试验均有一定基础,加强这方面的研究将能在较短时间内取得效果。

本章提要

1. 在稳定的环境条件下,一个渔业种群生物量的自然增长(dB/dt)随着种群生物量的增大而上升,直至达到环境负载量时为止。每一年从该资源种群中捕捞增长部分生物量仍可使种群维持在一定的生物量水平上,当 dB/dt 为最大时,可能获得最大的持续产量(MSY)。通过调整与控制捕捞网具的网目(即初次被捕捞年龄)或捕捞努力量以便获得最大持续产量而不造成过度捕捞是传统渔业资源管理的基本出发点。

2. 资源管理通常是根据多年的渔捞资料应用数学模型分析判断对某一资源种群的利用是否合理。剩余产量模型只要有多年的渔获量和捕捞力量的相关资料就可计算 MSY,其关键问题是必须取得平衡状态下的渔获量和捕捞力量的数据。动态库模型需要通过渔捞资料分析种群个体的补充、生长、自然死亡和捕捞死亡等参数,综合地分析单位补充渔获量作为探讨最佳的网目尺

寸和捕捞力量,分析过程比较复杂,且难以得到补充资源的准确数据。

3. 传统的渔业资源管理模式的基本前提是渔场环境在较长时间内保持稳定,没有考虑渔捞对象所在生态系统由于各种因素造成的动态变化。很多事实证明,渔捞对象的资源变动除了受人类捕捞的影响外,还与很多内外因子的变化有关,其中有自然因素(如气候和其他物理因素的变化)、人为因素(如污染和大型水利工程建设)以及生态系统本身的内在波动。因此上述传统渔业资源管理模式有其局限性。

4. 大海洋生态系是一个新的海洋资源保护、管理的概念。大海洋生态系应符合以下条件:①面积一般要在 20 万 km^2 以上,包括从近海到陆架边缘水域;②具有独特的海底深度、海洋学特征和生产力特征;③生物种群具有适宜的繁殖、生长和营养(食物链)的依赖关系,组成一个自我发展的循环系统;④对污染、人类捕捞和环境条件等因素的压力具有相同的影响和作用。

5. 大海洋生态系管理的特点是由过去的开发型管理向管理型转变,从单种到多种资源并向整体、系统的水平发展。其管理的基本目标是保证海洋生物资源的可持续利用,并为此确定限制捕捞力量、增大网目孔径、划定禁渔区和禁渔期等相关措施。同时,对业已衰退的渔业资源采取措施(包括改变原有的渔业结构)使之有生息和恢复的机会。

6. 生态系统动力学是渔业科学和海洋科学交叉发展起来的边缘学科新领域,也是全球变化研究的重要内容。它以物理过程和生物过程相互作用和耦合为核心,研究生态系统的结构功能及其时空演变规律,定量物理、化学、生物过程对海洋生态系统的影响及生态系统的响应和反馈机制。因此,生态学动态理论是大海洋生态系管理的理论依据。

7. 我国黄海(含渤海)生态系统和东海生态系统是全球划出的 50 个大海洋生态系中的两个。目前正在开展近海海洋生态系统动力学研究,以便了解系统的状态、找出影响系统变化的主导因素及分析其影响程度。该项研究的主要内容包括:①生态系统结构、生产力和容纳量评估研究;②关键物理过程研究;③生源元素生物地球化学循环和生物生产过程研究;④食物网和营养动力学研究;⑤生物资源补充量动态和优势种交替机制研究;⑥生态系统健康状况评估与可持续性优化技术;⑦生态系统动力学建模与预测。

8. 海洋水产生产农牧化包括养殖生产和增殖放流,是提高海洋水产品产量的重要途径。养殖生产是利用天然饵料(营养)或人工投饵方式在港湾或潮间带进行筏式养殖、网箱养殖或围垦养殖各种经济海产动物、植物。目前养殖生产必须注意防止局部过度养殖、污染和病害蔓延。增殖放流是通过人工繁殖苗种并经中间强化饲养到一定规格后放流到自然海区、最后进行回捕的一种

生产方式,其效果就是提高海区资源对象的补充量从而达到提高渔获量的目的。

9. 概念与术语:可更新的(renewable),不可更新的(non-renewable),持续产量(sustainable yield),最大持续产量(maximum sustainable yield),捕捞努力量(fishing effort),捕捞过度(overfishing),持续产量模型(sustainable yield model),动态库模型(dynamic pool model),单位补充最大持续产量(maximum yield/recruit),单位捕捞力量渔获量(catch per unit effort),大海洋生态系统(large marine ecosystem)

思考题

1. 概述传统渔业资源管理的基本原理与方法。
2. 为什么说传统的渔业资源管理模式有其局限性?
3. 简述大海洋生态系的基本概念和管理目标。
4. 概要说明全球海洋生态系统动力学研究的基本目标。
5. 近期我国海洋生态系统动力学研究有哪些重点研究领域?
6. 什么叫海洋水产生产农牧化?水产生产农牧化有什么理论依据?
7. 简要说明我国水产生产农牧化的实践效果和存在的主要问题。

第十二章 海洋污染和赤潮现象

学习目的:本章要求掌握海洋污染的特点、污染物质迁移、转化过程、海洋的自净机理和环境容量概念,了解海洋污染的个体、种群和群落的生物学效应以及海洋污染的生物监测方法。了解赤潮现象概念及其危害、赤潮发生的原因和基本过程以及赤潮预报的理化、生物学依据,同时明确预防赤潮的基本对策。

第一节 海洋污染概述

一、海洋污染和污染物质的迁移与转化

(一)海洋污染的定义及其特点

由于人类活动,直接或间接地把物质或能量引入海洋环境,造成或可能造成损害海洋生物资源、危害人类健康、妨碍海洋活动(包括渔业)、损坏海水和海洋环境质量等有害影响,称为海洋污染(marine pollution)。

随着工农业的发展,海洋环境被污染的程度越来越严重。例如,海底石油工业迅速发展,海上石油运输急剧增加,海洋油污染事件也随之大量增多。另外,含各种化学毒物的工业废水以及沿海城市的生活污水、过度发展的水产养殖业的有机污染物质也大量倾注入海。以至几乎所有近海水域都遭到不同程度的污染。

海洋污染的特点:

①污染源广。人类活动所产生的污染物质多种多样,所有这些污染物质除直接排放入海外,还可通过江河径流、大气扩散和雨雪沉降而进入海洋,所以有人称海洋是陆上一切污染物的“垃圾桶”。例如,过去在陆上喷洒的DDT,有一部分挥发于空气中而随大气的飘移最后沉降到海洋中;另一部分降落到地面后经雨水、河水输送入海。其他挥发性物质(如多氯联苯、石油和汞等)也有类似情况。据估计,多氯联苯(PCBS)的世界年产量曾达到10万t,其中有2.5万t蒸发进入大气,它们大部分最终将沉降入海(目前已禁止生产使用)。

②持续性强、危害大。由于海洋是地球上位能最低的区域,只能接受来自大气和陆地的污染物质,这些污染物很难再从海洋转移出去。一些不能溶解和不易分解的物质(如重金属和有机氯农药)会长期在海洋中蓄积着,由海洋生物的摄取而进入生物体内,并通过海洋生物的富集作用使得生物体内的污染物质含量比在海水中的浓度大得多。同时海洋生物还能把一些毒性本来不大的无机物转化为毒性很强的有机物(如无机汞被转化为甲基汞),而且污染物质还可以通过食物链传递和放大,对人类造成潜在威胁。

③扩散范围广。浩瀚的海洋是一个互相连通的整体,进入海水的污染物在海流的携带下,可从一个海区迁移到另一个海区,从沿岸、河口迁移到大洋。例如,日本八丈岛等海域漂浮的沥青团块,通过海流的搬运,可在美国和加拿大西海岸发现。

④防治困难。由于以上三个特点,加上海洋污染有很长的积累过程,不易被及时发现,一旦形成污染,需要耗费巨资、经过长期治理才能消除。在治理过程中,必须牵涉到工业布局、资源开发等具体问题,增加海洋污染防治的复杂性。

(二)海洋污染物质分类

海洋污染物质按其来源、性质和毒性,有多种分类方法。通常按污染物质来源分为以下几类:

①石油及其产品(包括原油和从原油分馏出的许多产品):对海洋造成污染的主要是原油、各种燃料油和润滑油。它们通过开采、运输、炼制及使用等过程的流失而直接或间接地输送入海。据统计,每年经由各种途径进入海洋的石油烃达 600 万 t 左右。日本 1969~1971 年间,沿岸海域油污染事件占海洋污染事件总数的 83%,美国沿岸海域每年发生的污染事件中,也有四分之三是油污染,油污染对底栖生物和海鸟的生存造成极大威胁。

②重金属:主要有汞、镉、铜、铅、锌和银等金属元素。砷和硒是非金属元素,但它们的毒性及某些性质类似于重金属,所以也把它们归入重金属污染一起研究。重金属的污染源主要是工业污水、矿山污泥和废水以及石油燃烧生成的废气中包含的重金属。这类物质往往是河口、港湾及近岸水域中的重要污染物。各种海洋生物对重金属都有较大的富集能力,可蓄积于体内而直接危害生物体或影响人类健康。全世界有名的水俣病和骨痛病就是分别由汞和镉污染引起的。

③农药:包括含汞、铜、砷、铅等重金属农药、有机磷农药、有机氯农药。它

们主要来源于森林、农田而随水流迁移入海。重金属农药对环境的污染主要取决于其中所含有的金属元素;有机氯农药由于它们的性质稳定,能在海水中长期残留和富集于生物体内,危害尤大。

④有机废物和生活污水:是一类成分复杂的污染物,包括来自造纸、食品、印染等工业生产的纤维素、木质素、果胶、糖类、脂类、生活污水、生物残骸以及围垦养殖区排放废水中的有机物质和营养盐类。它们的显著特点是不会在生物体内积累,而是消耗大量溶解氧和导致海区富营养化,甚至产生赤潮。此外,生活污水中还含有寄生虫和致病菌。

⑤放射性物质:来源于核武器爆炸、核工业和核动力船舰的排污。放射性核素种类繁多,其中以 ^{239}Pu 、 ^{90}Sr 和 ^{137}Cs 的排放量较大。这类物质也能被海洋生物富集。它们通过射线的辐射作用对海洋生物和人类产生危害。目前海洋已被放射能大约为2000万Ci的 ^{90}Sr 和 ^{137}Cs 及其同位素所污染。

⑥热污染:主要来源于各种工业的冷却水。热污染导致局部海区水温上升、溶解氧含量下降,影响海洋生物的正常新陈代谢,甚至使动植物群落发生变化。随着原子能发电和常规发电的迅速增长,热污染可能成为沿岸海域的一种重要污染源,导致群落结构的变化。

(三)海洋污染物的迁移与转化

污染物入海后参与物理、化学和生物过程而产生空间位置的移动,或由一种地球化学相(如海水、沉积物、大气、生物体)向另一种地球相转移的现象称为污染物的迁移;污染物由一种存在形态向另一种形态转变则称为污染物的转化。迁移与转化虽然是两个不同的概念,但污染物的迁移过程往往同时伴随污染物本身的形态转变,反之亦然。

①物理过程:污染物质被河流、大气输送入海,在海气界面间的蒸发、沉降,入海后在海水中的扩散和海流运输,以及颗粒态污染物在海洋水体中的重力沉降等,都属于物理迁移过程。

②化学过程:污染物与环境中的其他物质产生化学作用,如氧化、还原、水解、络合等,使污染物在单一介质中迁移或由一相转入另一相,都属于化学迁移过程。它往往伴随有污染物形态的转变。

③生物过程:污染物经海洋生物的吸收、代谢、排泄和通过海洋食物链的传递,以及尸体分解、碎屑沉降与生物在运动过程中对污染物的搬运,构成污染物的迁移转化系统。

下面以汞为例说明它在海洋中的迁移转化过程(图12.1)。

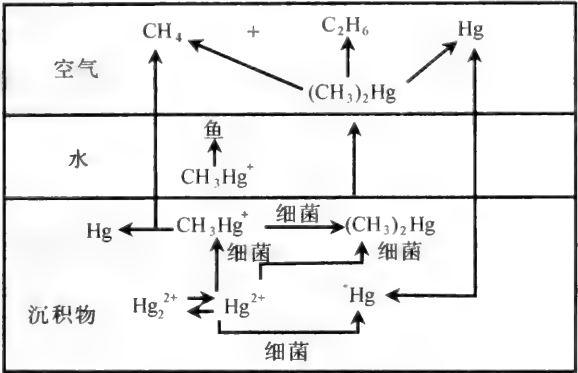


图 12.1 汞的迁移循环

通过各种途径进入海水环境的元素汞(Hg),由于其比重大、难溶于水而沉淀于靠近排放处。二价汞离子在迁移过程中也能被底泥和悬浮物中的微粒所吸附沉淀下来,从水相进入沉积相。富集于沉积物中的各种形态的汞又可能转化为二价汞,后者在微生物的作用下转化成甲基汞(CH_3Hg^+)和二甲基汞 $[(\text{CH}_3)_2\text{Hg}]$ 。甲基汞溶于水,可富集在藻类、鱼类和其他海洋生物体中。二甲基汞则通过挥发作用扩散到大气中去,在酸性条件下和紫外线作用下被分解,可能转化为元素汞,随降雨再降落在陆地或水中。

(四)海洋的自净能力和环境容量

1. 海洋自净能力

环境自净(environmental self-purification)是指环境受到污染后,在物理、化学和生物作用下逐渐消除污染物达到自然净化的过程。海洋通过它本身的物理、化学和生物的作用,使污染物质的浓度自然地逐渐降低乃至消失的能力称为海洋自净能力。海水自净能力受很多因素所制约,主要有污染海区的地形、海水的运动形式、温度、盐度、pH 值、氧化还原电位和生物丰度以及污染物的性质和浓度等。

海洋自净过程包括物理净化、化学净化和生物净化。三种过程相互影响,同时发生或交错进行。一般说来,物理净化是海洋自净中最重要的途径。

(1)物理净化

通过稀释、吸附、沉淀或气化等作用而实现的自然净化,其中海流的输送

和稀释扩散是快速净化的重要途径。在河口和内湾,污染物主要依靠潮流而稀释扩散,使污染范围由小变大,而浓度则由高变低。可沉淀固体由水相向沉积相转移,从而改善了水质。研究物理净化通常采用海流(或潮流)和污染物扩散过程的数学模拟来进行。

(2)化学净化

包括氧化还原、化合分解、交换和络合等化学反应实现的自然净化。例如,重金属污染物在海水酸碱度和盐度变化影响下,离子价态可能发生改变,从而改变毒性或由胶体物质吸附凝聚而沉淀于海底。海水中含有的各种螯合剂也都可以与污染物发生络合反应,从而改变它们的存在形态和毒性,在弱碱性海水中,大多数重金属形成羟基化合物沉淀而促进净化。

(3)生物净化

通过生物类群的代谢作用(同化作用和异化作用)使环境中污染物质的数量减少、浓度下降,毒性减轻甚至消失的过程。例如,微生物能降解各种有机污染物,从而降低环境的有机污染。

2. 环境容量

环境容量(environmental capacity)是在人类生存和自然生态不致受害的前提下,某一环境所能容纳的污染物的最大负荷量。环境容量是在环境管理中实行污染物浓度控制时提出的概念。例如,沿海内湾进行鱼虾人工养殖过程中,饵料残渣、鱼虾排泄物造成的环境有机质污染超过该水域的自净能力,就可能导致内湾环境恶化并可能造成养殖对象大量死亡的后果。

环境容量的大小决定于环境空间的大小、各种环境要素的特征(如内湾的潮流和其他水交换条件)以及污染物本身的物理和化学性质。环境空间越大,环境对污染物的净化能力越强,环境容量就越大。对某一具体污染物而言,其物理、化学性质越不稳定,环境对该种污染物的容量就越大。

环境容量包括绝对容量和年容量两个方面:

(1)绝对容量

绝对容量(W_Q)由规定的环境标准值(W_S ,如各种水质标准)和环境背景值(B)所决定: $W_Q = W_S - B$ (以浓度单位表示)

或 $W_Q = M(W_S - B)$ (以质量单位表示, M 为某环境介质的质量)

(2) 年容量

年容量(W_A)是某一环境在污染物的积累浓度不超过环境标准规定的最大容许值的情况下,每年所能容纳的某污染物的最大负荷量。如果某污染物的输入量为 A (单位负荷量),一年后被净化的量为 A' ,则该污染物在这一环境中的年净化率 $K = (A'/A) \times 100\%$ 。

年容量与绝对容量的关系为 $W_A = K \cdot W_Q$ 。

应当指出,在海洋环境管理中应注意污染物总量的控制,即将进入某一海区的污染物总量限制在允许容纳量之内,并在此总量下限制来自各种排放源的污染物数量,才能使海域环境质量维持良好状态。

二、海洋污染的生物学效应和生物监测

(一) 海洋污染的生物学效应

海洋生物与其周围的无机环境通过物质和能量的交换而保持动态的平衡。这种平衡会由于海洋污染而受干扰或破坏,并且在生命系统的各种层次表现出来(图 12.2)。

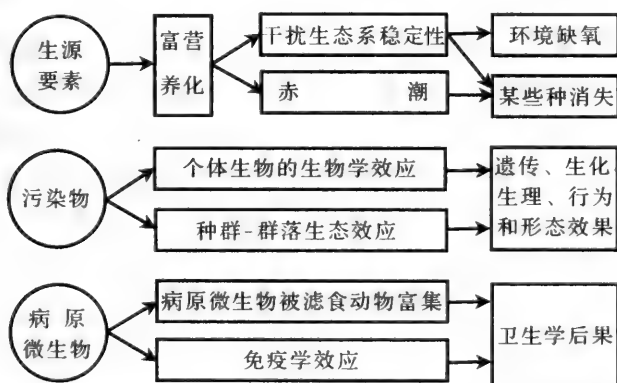


图 12.2 海洋污染生物效应示意图

1. 个体生物的生物学效应

海洋污染与海洋生物的关系是很复杂的。不仅理化特性不同的污染物对生物体影响的机制不一样,而且不同种生物或同种生物在其生命周期的不同

阶段,对同一污染物的反应也有差异(抗性强弱不同)。当一种以上污染物同时出现时,它们对生物体可能增大各自的毒性效应(协同作用),也可能减低各自的毒性效应(拮抗作用)。污染物对生物的伤害程度还与环境状况和生物对污染物的富集能力有密切关系。

(1)生物浓缩与生物积累

很多生物能从环境中吸收某些元素或难分解的化合物,使生物体内该物质的浓度超过环境中的浓度,这种现象称为生物浓缩(bio-concentration)或称生物富集(bio-enrichment)。不同生物或同一种生物对不同污染物的生物浓缩能力是不一样的。例如,金枪鱼对铜的浓缩系数是 100,对镁的浓缩系数却是 0.3,褐藻对钼的浓缩系数是 11,对铅的浓缩系数却高达 70 000。

很多海洋生物都有从周围环境中蓄积某些元素或难分解的化合物(如重金属、有机农药和放射性物质),并随生物的生长发育,浓缩系数不断增加,这种现象称为“生物积累”(bio-accumulation)。例如有人研究牡蛎在 $50 \mu\text{g/L}$ 的氯化汞溶液中的积累,观察到第 7 天,牡蛎(按鲜重每公斤计)体内汞含量为 25 mg,浓缩系数为 500,第 14 天达 35 mg,浓缩系数为 700,到第 42 天达 60 mg,浓缩系数增至 1200。

(2)急性中毒与慢性中毒

通常高浓度或剧毒性污染可引起海洋生物个体的直接中毒致死,这种急性中毒效应是显而易见的。例如,1970 年 1 月英国东海岸油污染,一次就使得 5 万只海鸟因窒息和体内油中毒而死亡。密集的赤潮生物也可能使很多海洋生物在短期内窒息致死和中毒致死。更多的情况是低浓度污染物进入生物体并在体内逐渐积累,从而对生物体内部的生理生化过程产生慢性中毒效应。

污染物质对生物的生理、生化影响,主要是改变细胞的化学组成、抑制酶的活性,影响渗透压的调节和正常的代谢功能,从而影响生物体的生长、生殖和行为。对这种生物效应已经进行了很多研究。例如,石油烃会破坏细胞膜的正常结构和透性,干扰生物体的酶系,进而影响其正常的生理、生化过程,如降低浮游植物的光合作用强度、阻碍细胞的分裂繁殖,也会使许多动物的胚胎发育异常。石油污染还导致洄游性鱼类的信息系统遭受破坏,无法溯流产卵,从而影响鱼类的繁殖。又如汞等重金属毒物能与酶活性中心的巯基结合,抑制酶的活性,影响藻类、鱼类和其他海洋动物的生长和繁殖。放射性物质通过射线的辐射能破坏生物体组织或细胞结构,并可能通过生殖细胞的畸变发生遗传性疾病。慢性中毒效应在开始时不易被观察出来,因此其潜在的危害性

更值得重视。

2. 种群-群落的生态效应

受污染的海域其生物群落的组成和结构会相应产生改变。通常的情况是某些耐污生物种类的个体数量会猛增起来,而对污染敏感的种类个体数会大量减少甚至消失,结果导致群落物种多样性指数明显下降。例如,有机污染较严重的水域,小头虫数量明显增多,有时可达群落总生物量的 80%~90%,从而降低了群落生物组成的多样性,使生态平衡失调。美国加利福尼亚近海曾因一艘油轮失事流出的柴油杀死大量植食性动物海胆和鲍鱼,致使海藻得以大量增殖,改变了生物群落原有的结构。许多海洋生物对污染物质有很强的富集能力,而且这些污染物在有机体内的浓度随着食物链营养级而逐步增大,这种现象称为“生物放大”(bio-magnification)。由于生物放大作用,进入环境中的毒物,即使是微量的也会使生物尤其是处于高位营养级的生物受到毒害,从而干扰或破坏生态系的能量流动和物质循环。污染严重的海区由于初级生产力下降,群落的分解作用强度超过光合作用强度,环境的理化条件(如氧化还原电位、pH 值)的改变,造成整个生态环境的退化,群落朝逆向演替的方向发展,最后可能造成生态系统的崩溃。

(二)海洋污染的生物监测

海洋污染的生物监测是利用海洋生物个体、种群或群落对海洋环境污染或变化所产生的反应,阐明环境污染状况,从生物学角度为环境质量的监测和评价提供依据。其监测手段主要有如下三类。

1. 利用指示生物进行监测

有些污染物质在海水中的含量甚微而不易检出,因此可以利用生物与水质污染的关系以及生物富集某些污染物质的特殊性间接监测水质。污染指示生物(indicator organism)是指对环境中的污染物质产生各种反应或信息而被用来监测和评价环境质量的现状和变化的生物。

可以用作污染指标的生物包括对污染物质有敏感反应的生物和耐污染的生物,也包括与污染物质一起进入海洋的生物。

迄今为止,利用大型底栖无脊椎动物作为污染指示生物的研究最多,因为它们的活动性小、生活时间较长,对污染的耐受程度又各不相同。一般来说,随着海区污染程度的加剧,底栖动物中的甲壳类和贝类逐渐减少,而多毛类却

增加,成为污染区的优势种。多毛类中尤以小头虫(*Capitella capitata*)耐污染性最强,而且这种多毛类分布很广,因此是海底污染最适合的指示生物。此外,柱头虫(*Balanoglossus* sp.)和沙蚕(*Nereis*)属中的一些种类也是比较耐污的种类。

除了耐污种类外,也可以根据某些海洋生物对特定污染物的敏感性或高度富集能力判断水质污染的程度。例如,棘皮动物通常对石油和重金属污染最敏感,实践中常利用海胆的受精卵判断海水中某些重金属污染的程度。还可以利用牡蛎能高度富集海水中的有机氯农药(如滴滴涕),而在污染减轻或解除时又能将它排出体外的特性监测海洋的有机氯农药污染。此外,牡蛎肉体颜色的改变则可以反映海水中铜离子的污染。

除了底栖动物外,有些浮游生物也可作为污染的指示种。近海水域发生的赤潮现象就是一些浮游生物在有机污染(富营养化)条件下爆发性繁殖而引起海水变色的现象,因此可以把发生赤潮的范围及频率看成是环境污染程度的一个指标。形成赤潮的生物主要是微型或小型的浮游植物和原生动物,其中夜光藻、骨条藻、短裸甲藻、红海束毛藻和原生动物的中缢虫等最为常见,它们的数量动态可用于赤潮监测。

应当指出,生物种类和数量的分布并不单纯决定于污染,其他理化和生物因子也对生物的生存和分布有重要影响,所以利用指示生物监测和评价水体质量必须注意这些因素的作用。

2. 利用生物群落结构的变化进行监测

当环境受污染时,生物群落的种类组成会发生变化,这方面的研究也是在底栖动物方面的工作较多。通常,从污染源往外可以划出以下几个污染区域:

- ①严重污染区:所有的底栖动物都不能生存,为无生物区;
- ②污染区:底栖动物种类很少,但耐污染的种类增加;
- ③轻度污染区:底栖动物群落发生变化,对污染敏感的种类开始消失;
- ④非污染区:底栖动物群落组成正常,没有受到污染的影响。

应用群落中生物种类多样性指数的变化来评价环境的质量进行了不少工作。一般认为,强大的污染压力会降低群落多样性,多数种类消失,个别耐污的种类疯长(特别是耐污染的 r 选择种类首先发展起来),结果多样性指数下降。在一个污染区,离污染源越近,多样性指数下降得越厉害。采用底栖大型动物群落的多样性指数(结合均匀度)来评价有机物污染状况比较成功。应当指出,应用多样性指数评价环境质量时,不仅要考虑多样性指数的变化,而且还要比较群落的种类组成,特别是优势种的变化以及优势种的个体生态学等问

题。

(三) 毒性试验和残毒测定

1. 急性毒性试验

测定高浓度污染物在短时间(一般不超过几天)内对海洋生物所产生的急性作用。在试验中使受试生物半数死亡的毒物浓度称为半数致死浓度(median lethal concentration),用 LC_{50} 表示,并在其前标明生物暴露在毒物环境中的时间,如 24 h LC_{50} 、48 h LC_{50} 和 96 h LC_{50} 等(图 12.3)。与此相关的有所谓半数效应浓度(EC_{50}),它表示在一定暴露时间内,使半数受试动物产生某一效应(如丧失平衡、发育异常或畸形等)的毒物浓度。

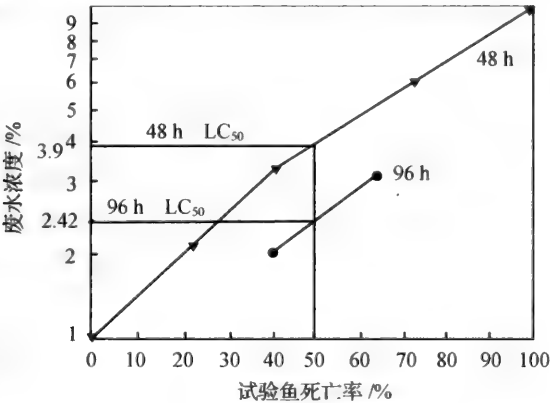


图 12.3 计算 LC_{50} 的直线内插法

计算 LC_{50} 常用直线内插法,即根据不同暴露时间以及在等对数间距的各个试验浓度下测试动物的死亡率,求出不同暴露时间的 LC_{50} 值。如果以半对数作图,可求出死亡率 50% 相应的毒物浓度。

用于研究污染物对水生动物急性毒性试验的动物除鱼类外,还包括软体动物、甲壳动物、环节动物和棘皮动物等。不同种类或同一种动物处于不同发育阶段,对毒物的反应(或耐受性)有很大差异;环境条件(如水温、盐度、溶解氧等等因素)对污染物的毒性效应也有影响。

2. 慢性毒性效应

测定低浓度污染物对海洋生物生活周期的毒性效应比急性中毒试验更为

重要。试验的常规指标常用受试动物的生长率,因为污染物对生物摄食、消化、吸收和代谢等生理活动的影响都在生长率上得到反映。另外,慢性毒性试验周期长(一般应持续一个世代以上的时间),所以常采用动物生活周期中对毒物最敏感阶段(如繁殖期和幼体期)进行试验,以这种试验结果来预报毒物对某些受试生物的毒性效应,用以估计毒物的安全浓度。通常,以繁殖为指标得出的安全浓度,只有急性试验所得半致死浓度的 $1/100$,甚至只有 $1/500$,依毒物性质和受试动物的种类而不同。

其他如生物的生理、生化和行为反应也可作为污染物慢性毒性预报的依据。例如,鱼类行为方面有对毒物的回避反应或集群习性的改变,在生理方面有鳃盖运动频率、呼吸代谢速率变化,在生化方面有鱼脑胆碱酶、血清氨的酶活性等指标。目前这方面存在的问题是难以确定实验观察到的改变是否在正常变幅以内,同时也难以确定这些改变是适应性的还是破坏性的。

3. 残毒测试

很多污染物质(如重金属、有机农药和放射性物质)能在生物体内残留和积累,这些物质在生物体内的含量常为周围水中的几千倍甚至几万倍。所以,通过对生物体的毒物含量测试,可以作为评估水体污染状况的一个指标。特别是当这些毒物在水中的含量很微,普通化学分析方法难以检出时,测定生物体内的残毒含量就更有意义。

由于海洋环境的复杂性以及生物本身的适应性,因此应用生物监测手段时应当与化学、物理方法相配合,才能取得满意的结果。例如,在有机污染监测时,不仅要了解群落组成的变化,而且应同时测定水体化学耗氧量(COD)、生化需氧量(BOD)、底质氧化还原电位(Eh)和微生物数量等参数变化,结合水流交换条件,就可以更好地评价有机污染的程度。

第二节 赤潮现象

一、赤潮和赤潮生物

1. 赤潮的定义

所谓赤潮(red tide)是海洋中某些微小的浮游生物在一定条件下爆发性增殖而引起海水变色的一种有害的生态异常现象。日本学者安达六郎(1973)根据各海区赤潮的实例统计,提出以不同生物体长的赤潮生物密度作为判断赤潮的标准(表 12.1)。

表 12.1 赤潮的判断标准 (引自安达六郎 1973)

赤潮生物体长/ μm	赤潮生物密度/(个/L)
<10	$>10^7$
10~29	$>10^6$
30~99	$>3 \times 10^5$
100~299	$>10^4$
300~1000	$>3 \times 10^3$

2. 赤潮生物类别

能形成赤潮的浮游生物称为赤潮生物。据报道,全世界已记录的赤潮生物有 300 种左右(可能个别存在同种异名),隶属于 10 个门类。我国海域分布的约有 127 种,隶属于 8 个门类(国外已报道的 10 个门类中的细菌和绿藻赤潮生物尚未在我国发现)。其中在我国沿海发生赤潮的赤潮生物有 30 多种,主要是甲藻类(15 种),其次是硅藻类(7 种)和蓝藻类(4 种)(张水浸等 1994)。

赤潮引起海水变色可因形成赤潮的生物种类不同而呈现出不同的颜色。例如,夜光藻(*Noctiluca scientillens*)、红海束毛藻(*Trichodesmium erythracum*)、中缢虫、红硫菌等种类形成的赤潮可以是红色、粉红色的;裸甲藻赤潮呈黄色、茶色或茶褐色;绿色鞭毛藻类形成的赤潮通常呈绿色;硅藻类赤潮多为土黄、黄褐或灰褐色,等等。因此,所谓赤潮是各种色潮的统称。

发生赤潮时赤潮生物只有一个种占绝对优势的称为单相型赤潮,这是最为常见的情况。有时发生赤潮时有两种共存的赤潮生物占优势,就称为双相型赤潮。另外,外海的赤潮生物种类较少,最具代表性的是蓝藻门中的束毛藻(*Trichodesmium* spp.)。而在近岸、内湾、河口发生的赤潮种类很多(主要是甲藻类和硅藻类),且具一定的地区性差别。例如,广泛分布于我国沿海各地的种类有夜光藻和骨条藻(*Skeletonema costatum*),其次是原甲藻属(*Prorocentrum*)和裸甲藻属(*Gymnodinium*)的一些种类。

3. 赤潮生物的生长与分裂速度

赤潮生物在适宜的环境条件下有很高的分裂增殖速度,而当环境条件较差时,分裂增殖速度就减慢,甚至形成胞囊或休眠细胞,待环境好转时再开始萌发增殖。赤潮生物种群在单位时间内的分裂次数可用下式计算:

$$\mu = \frac{(\lg N_t - \lg N_0)}{t} / \lg 2 \quad (12.1)$$

式中, μ 为生长速度, 以每天分裂次数表示; N_0 和 N_t 分别为单位水体中藻类细胞的起始数量和经过 t 天后的细胞数量(个/L)。

表 12.2 示一些赤潮生物的生长速度。另据 Furnas(1989)报道, 在最适宜的自然条件下, 赤潮生物的最大生长速度都可能比上表列出的高。例如, 骨条藻每天分裂可高达 5.9 次。从总体上看, 硅藻类赤潮生物的增殖速度比甲藻类的高, 前者通常每天可分裂 2 次以上, 后者只 1~2 次, 大多数有毒赤潮甲藻的最大分裂速度可能低于每天一次。

表 12.2 赤潮生物的生长速度 (引自饭冢昭二 1980)

种 类	分裂次数/d ⁻¹	倍加时间/d
<i>Skeletonema costatum</i>	2.3	0.43
<i>Ceratium furca</i>	2~4	0.25~0.5
<i>Heterosigma</i> sp.	1.4	0.74
<i>Gymnodinium</i> 65 年型种	0.9~1.3	0.75~1.11
<i>Hornellia</i> sp.	0.9	1.07
<i>Dinophysis fortii</i>	0.7	1.04
<i>Prorocentrum micans</i>	0.3	3.33
<i>Ceratium dens</i>	0.3	3.3
<i>C. furca</i>	0.2	4.4
<i>Gymnodinium</i> sp. } 混合	0.6~0.8	1.3~1.8
<i>Cochlodinium</i> sp. } 赤潮		

4. 赤潮生物的垂直移动和聚集

(1) 垂直移动

很多赤潮生物有垂直移动的习性, 主要是那些具有鞭毛的甲藻类。例如, Eppley 等(1968)对美国加利福尼亚海域发生赤潮期间的观察, 发现主要赤潮生物叉状角藻(*Ceratium furca*)和海洋原甲藻(*Prorocentrum micans*)白天移动到表层, 日落后约 2 h 从 2 m 以内水层移动至 5 m 以下水层, 然后逸散开来, 分布于 5~16 m 水层之间。他们还用一种 10 m 高的圆筒形培养缸对多边膝沟藻(*Gonyaulax polyedra*)和 *Cachonina niei* 进行培养试验, 观察到这两种藻类的日周期垂直移动规律与野外观察到的现象一样。

赤潮生物的垂直移动习性是它们生命过程中对环境的一种生理、生态适应特征。一般认为, 白天移动到表层可有效地进行光合作用, 当表层营养盐被大量消耗后通过垂直移动到较深处, 可有效地摄取营养物质。但是, 有的甲藻(如三角角藻 *C. tripos*)却是白天离开表层, 而夜晚上浮。可见对于这种节律

性移动的内在机制还有待进一步研究。

(2) 聚集

很多赤潮生物具有聚集习性,在发生赤潮的海区,人们常见到赤潮常呈带状、片状或斑状分布,就是这种聚集的结果。

聚集有生物性聚集和物理性聚集。生物性聚集从某种意义上说是一种主动聚集,主要依靠赤潮生物的运动性和趋性来实现。运动(或移动)是生物性聚集的前提,趋性则决定其运动的方向,趋性不仅有趋光和趋营养,还有一些理化条件与趋性有关。物理性聚集是风、流、浪等环境因素产生的一种被动性聚集,其作用往往比生物性的主动聚集更为重要,因为生物性聚集的速度总体上看很缓慢,一天中最多移动 10 m 左右,其移动范围是很小的,而物理性因素则可很快聚集。

5. 赤潮的危害

赤潮是引起人们高度重视的海洋灾害之一,其危害的主要方式是:

①赤潮生物大量繁殖,覆盖海面或附着在鱼、贝类的鳃上,使它们的呼吸器官难以正常发挥作用而造成呼吸困难甚至死亡;

②赤潮生物在生长繁殖的代谢过程和死亡细胞被微生物分解的过程中大量消耗海水中的溶解氧,使海水严重缺氧,鱼、贝类等海洋动物因缺氧而窒息死亡;

③有些赤潮生物体内及其代谢产物含有生物毒素,引起鱼、贝中毒或死亡。如链状膝沟藻(*Gonyaulax catenella*)产生的石房蛤毒素就是一种剧毒的神经毒素;

④居民通过摄食中毒的鱼、贝类而产生中毒。目前已知的赤潮毒素有麻痹性贝毒、神经性贝毒和泻痢性贝毒等三大类。

有关赤潮引起渔业损失甚至造成人体中毒死亡的报道很多,现列举数例如下:

据日本水产厅报告,自 1971~1978 年,日本沿海因赤潮造成的渔业受害事件达 235 起,经济损失估计近 188 亿日元。濑户内海 1967~1987 年的 20 年间共发生 3841 次赤潮,其中对渔业造成明显危害的就达 387 起。

韩国 1981 年 7~9 月间, Jinhae 湾及其邻近水域发生一起大面积的长崎裸甲藻(*Gymnodinium nagasakiensis*)赤潮,使该湾和附近水域养殖的牡蛎、贻贝、扇贝等大量死亡,估计这次赤潮给养殖贝类造成经济损失达 250 万美元。

美国佛罗里达中西部沿岸于 1971 年春、夏季发生一起短裸甲藻赤潮,在

1500 km² 的暗礁区的生物群落几乎完全灭绝。1982 年美国东海岸一起大规模的有毒膝沟藻赤潮,迫使政府采取措施,禁止在长达 3200 km 的沿岸水域进行食用性贝类的商业性采捕,造成巨大经济损失。

我国沿海岸域也经常发生赤潮,20 世纪 80 年代我国海洋渔业遭受赤潮危害的记录有 12 起,1989 年就发生 3 起危害很大的赤潮。2000 年我国近海共发现 28 次赤潮,面积累计超过 10 000 km²,严重威胁我国海域生态环境,同时也给渔业生产和人民健康造成极大损失。1989 年 4 月在福建福清沿岸发生的夜光藻赤潮,造成 1300 亩养殖缢蛏绝收,损失缢蛏 11 000 t,长毛对虾幼苗死亡 1 亿多尾。1989 年 7~9 月,在渤海西部和南部发生一次赤潮(裸甲藻?),造成鱼、虾、贝大量死亡,其中对虾养殖损失 2 亿多元。同年 10 月,福建省东山县诏安湾顶海域发生一次威氏海链藻赤潮,造成网箱养殖的珍贵鱼类——鲈鱼、石斑鱼、黄鳍鲷等大量死亡。2000 年仅辽宁、浙江两次较大赤潮造成的渔业损失就近 3 亿。

另外,赤潮生物产生的毒素还可能通过人们吃食海产品而中毒甚至造成死亡。我国福建东山县诏安湾 1986 年 12 月曾发生一起裸甲藻赤潮造成 136 人中毒、1 人死亡的事件。据分析,中毒的原因是由人们食用该地产的菲律宾蛤仔引起的。

二、赤潮发生的原因和基本过程

(一)赤潮发生的原因

了解赤潮发生的原因是预测预报和采取防治措施的关键。赤潮发生的主要环境条件见图 12.4。

1. 富营养化

富营养化(eutrophication)是指生物所需的氮、磷等营养物质大量进入湖泊、河口、内湾,引起藻类大量繁殖、水体溶解氧量下降、水质恶化的现象。海区补充大量营养物质是引发赤潮的物质基础,或者说海区富营养化的直接结果是可能形成赤潮,因为赤潮生物在其增殖过程中需要营养物质,其中最主要的是氮、磷营养盐类。根据日本水产环境水质标准的规定,为了避免在暖流系内的近岸内湾连续长期发生赤潮,要使无机氮在 7 $\mu\text{mol/L}$ 以下,无机磷在 0.45 $\mu\text{mol/L}$ 以下。邹景忠(1983)根据我国颁布的渔业水质标准和海水水质标准,参考国外有关文献,提出无机氮 0.2~0.3 mg/L,无机磷 0.045 mg/L,

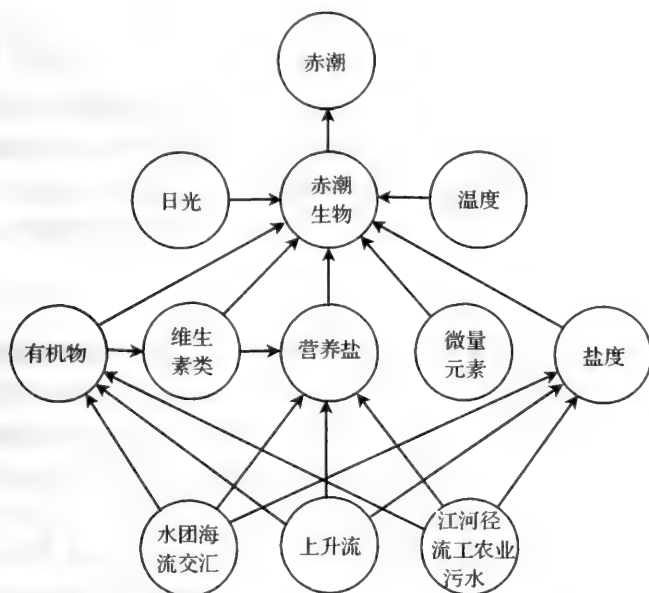


图 12.4 赤潮发生的主要环境条件 (引自张水浸等 1994)

叶绿素 a $1 \sim 10 \text{ mg/m}^3$, 初级生产力 $1 \sim 10 \text{ mgC}/(\text{L} \cdot \text{h})$ 作为富营养化的阈值。

2. 促进赤潮生物生长的有机物

除了氮、磷等无机营养盐类外,有些可溶性有机物(DOM)也有利于赤潮生物的增殖,它们除了作为营养物质能被赤潮生物所利用外,更重要的是充当促进赤潮生物增殖的促生长物质。据认为,维生素 B_1 、 B_{12} 和维生素 H(特别是 B_{12})是最主要的生长促进物质,其他有机物质包括 DNA、嘌呤、嘧啶、植物激素以及其他一些有机物质分解产物,也会促进赤潮生物增殖。通常认为,溶解有机物的一个重要作用是可与微量金属螯合,从而提高赤潮生物所需金属元素的利用率,同时也使一些金属离子(如 Cu)无毒化,因而与赤潮的发生关系密切。

3. 微量金属元素

微量金属元素也往往是诱发和促进赤潮发生的因素。赤潮生物所需的微量金属元素中比较重要的有铁(Fe)、锰(Mn)、镁(Mg)、铜(Cu)、钼(Mo)、钴

(Co)等。其中,Fe 是藻类细胞色素(铁卟啉)和许多酶的组成成分,Mg 也是叶绿素的构成元素,Co 对能合成维生素 B₁₂ 的蓝藻有增殖促进作用。在这些微量金属元素中,Fe 和 Mn 最为重要,因为一方面这两种元素对赤潮生物增殖有强烈的刺激作用。另一方面它们在海水中的溶解度很低,只有当它们与某些有机物结合形成螯合物时溶解度才有所提高。

此外,近年来的研究表明,非金属元素硒(Se)也有促进赤潮发生的作用。

4. 温度和盐度

国内外很多有关赤潮的报道表明,赤潮的发生往往与该海区的温、盐变化状况有密切关系。从我国发生赤潮的现场温、盐记录来看,除了微型原甲藻明显适应于低盐和束毛藻明显适应于高盐外,多数赤潮发生时的水温较高(23~28℃),盐度则较低(23~28)。例如,南方海区的赤潮多发生在春、夏之交,而北方海区的赤潮多见于7~10月,都与水温升高以及因雨季而引起海区盐度降低相符合。温、盐度的变化速率也与赤潮发生有关。温度在短时间内增高较快,水体表层温度的成层现象以及盐度较急剧下降被认为是发生赤潮的重要条件。

深圳湾 1989 年 4 月初发生的海洋原甲藻-长叉状角藻双相型赤潮时,发现水温年度异常升高和短时间内水温骤升是这次赤潮发生的重要因素,随后天气转阴并下雨,水温急剧下降,促使赤潮衰退。大连湾 1986 年 7 月的异弯藻(*Heterosigma akashiwo*)赤潮的环境条件时,也发现水温的增高和盐度的降低是该赤潮发生的原因之一。厦门港 1987 年发生的短角弯角藻赤潮时也发现温、盐改变的作用。5 月 3 日海区水温增至 20℃ 以上时,这种赤潮生物数量明显增加。5 月 7 日至 11 日,水温迅速升高,日增温达 0.8℃,终于在 11 日出现赤潮现象,此时水温成层现象明显,表、底温差达 1.4℃。5 月 16 日赤潮第一次高峰过后,数量开始迅速下降,可是又连续 3 天降雨,盐度逐渐下降,促使赤潮生物再次快速增殖,至 25 日出现第二次高峰。

应当指出,由于发生赤潮的原因是多方面的、综合的,目前尚未完全了解清楚,需要今后继续进行更深入的现场调查研究和实验生态研究。

(二)赤潮发生的基本过程

赤潮发生的基本过程通常包括以下四个阶段:

1. 起始阶段

将要发生赤潮的海域具有形成赤潮的生物种(包括营养细胞或胞囊),海水的各种理化条件能满足该种赤潮生物生长、繁殖的需要。在这一阶段中,赤潮生物开始繁殖或胞囊大量萌发,竞争能力较强的赤潮生物可逐渐发展到一定的种群数量。

2. 发展阶段

在海区的各种营养物质以及光照、温度、盐度等因素继续保持有利于赤潮生物发展的状态下,赤潮生物呈指数式增长并迅速形成赤潮,同时原先的共存种多数被抑制或消失,也可能有个别种随赤潮出现而有增长。这一阶段任何环境因素的改变都有可能阻碍、推迟或终止形成赤潮的过程。

3. 维持阶段

维持阶段是赤潮现象持续的时间,这时赤潮生物种群数量处于相当高的水平。这一阶段的时间长短主要取决于水体的物理稳定性和各种营养物质的消耗和补充状况。

4. 消亡阶段

引起赤潮消亡的原因包括营养物质耗尽又未能及时得到补充,或遇台风、降雨等各种引起水团不稳定性的因素,或温度的突然变化超过该种赤潮生物的适应范围,造成赤潮生物大量死亡,赤潮现象就逐渐或突然消失。这一过程往往是对渔业危害最严重的阶段。

三、潮间带内湾围垦养殖区的赤潮现象

(一)围垦区的富营养化水平

目前我国在潮间带围垦区内大量进行对虾养殖生产,仅福建省的内湾围垦区养虾面积就超过 20 万亩。从生态学角度看,养殖垦区是一个生态环境不稳定,生物结构简单,能量流和物质流渠道不很畅通,易造成严重有机质污染的人工生态系。围垦区与邻近内湾通过频繁的进、排水交换而相互联成一个整体。

1. 围垦区的富营养化水平

虾池由于受到饵料残渣,对虾排泄物等污染,富营养化水平是很高的。根据林斌等(1994)对福建晋江金井围垦区连续 2 年的调查结果,虾池的营养盐和叶绿素 a 含量很高,无机氮含量范围 $7.90 \sim 88.46 \mu\text{mol/L}$,无机磷 $0.04 \sim 1.20 \mu\text{mol/L}$,叶绿素 a 多数超过 20 mg/m^3 ,COD 值多数为海区的 3 倍以上。沈国英等(1992)调查厦门地区虾池的初级生产力,其变动范围为 $956.6 \sim 2632.7 \text{ mgC}/(\text{m}^3 \cdot \text{d})$ 。从这些调查结果看,围垦区是一个富营养化的系统,具有发生赤潮的物质基础。

围垦区为了保持有较好的水质条件,通常通过进、排水与近岸内湾进行水交换,虾池中颗粒的和溶解的有机物质及无机营养盐类大量排入堤外海区。据调查估计,一个 3000 亩虾池(高密度养殖长毛对虾)的垦区在生产高峰期每天竟向邻近海区排出的养殖废水达 100 万 m^3 (沈国英等 1992)。显然,在局部地区养殖面积过大、虾池排出的废水超过原来该海区的自净能力时,将加速海区的富营养化进程,导致近岸内湾更频繁的出现赤潮现象。郭丰等对厦门同安湾潘涂围垦区进行周年水质监测,总无机氮含量变化范围为 $7.98 \sim 65.97 \mu\text{mol/L}$,平均 $27.76 \mu\text{mol/L}$,无机磷 $0.07 \sim 0.97 \mu\text{mol/L}$,其中大于 $0.45 \mu\text{mol/L}$ 的占 64%,COD 值 $1.62 \sim 4.52 \text{ mg/L}$,叶绿素 a $2.26 \sim 16.12 \text{ mg/m}^3$ (在发生赤潮时,叶绿素和 COD 值高出很多)。这些结果表明,围垦区邻近内湾已呈明显的富营养化。

2. 围垦养殖区的赤潮生物

郭丰等还对上述围垦区的浮游植物进行了周年调查,共鉴定 82 属 300 种,隶属于硅藻、甲藻、绿藻、蓝藻、隐藻和裸藻等 6 个门类,其中赤潮生物 32 种(表 12.3),仅这一垦区的赤潮生物就占我国已报道的海洋赤潮生物(127 种)的 25%,有的种类也在虾池形成赤潮。

(二)围垦养殖区的赤潮现象

垦区内虾池变色(赤潮)并不罕见,虾农多以大量换水来冲淡水色(意味着将大量赤潮生物倾泻入邻近海区!)。但是仅用大量换水往往不能使赤潮消失,在赤潮生物大量死亡后池水突然变清时,常可发现对虾病害甚至大量死亡。由于围垦区内赤潮现象对于对虾养殖或邻近海区环境质量都有很大影响,而有关虾池赤潮现象的研究报道又很少,因此今后应进一步开展养殖垦区

表 12.3 对虾养殖垦区赤潮生物名录

中 名	学 名	中 名	学 名
1. 奇异棍形藻	<i>Bacillaria paradoxa</i>	17. 菱形海线藻	<i>Thalassionema nitzschiodes</i>
2. 柏氏角管藻	<i>Cerataulina bergoni</i>	18. 圆海链藻	<i>Thalassiosira rotula</i>
3. 窄隙角毛藻	<i>Chaetoceros affinis</i>	19. 塔马亚历山大藻	<i>Alexandrium tamarensis</i>
4. 旋链角毛藻	<i>C. curvisetus</i>	20. 条纹膝沟藻	<i>Gonyaulax polygramma</i>
5. 聚生角毛藻	<i>C. socialis</i>	21. 米金裸甲藻	<i>Gymnodinium mikimotoi</i>
6. 冕袍角毛藻	<i>C. subsecum</i>	22. 红色裸甲藻	<i>G. nelsonii</i>
7. 条纹小环藻	<i>Cyclotella striata</i>	23. 简单裸甲藻	<i>G. simplex</i>
8. 地中海指管藻	<i>Dactyliosolen mediterraneus</i>	24. 原甲藻	<i>Prorocentrum compressum</i>
9. 布氏双尾藻	<i>Ditylum brightwellii</i>	25. 海洋原甲藻	<i>P. micans</i>
10. 丹麦细柱藻	<i>Leptocylindrus danicus</i>	26. 微型原甲藻	<i>P. minimum</i>
11. 拟货币直链藻	<i>Melosia mummuloides</i>	27. 灰甲原多甲藻	<i>Protoperidinium pellucidum</i>
12. 新月菱形藻	<i>Nitzschia closterium</i>	28. 原多甲藻	<i>P. triquetrum</i>
13. 柔弱根管藻	<i>Rhizosolenia delicatula</i>	29. 轮状斯克藻	<i>Scrippsiella trochoidea</i>
14. 脆根管藻	<i>R. fragilissima</i>	30. 暖温平裂藻	<i>Merismopedia warmingiana</i>
15. 笔尖形根管藻	<i>R. styliiformis</i>	31. 红胞藻	<i>Rhodomonas</i> sp.
16. 中肋骨条藻	<i>Skeletonema costatum</i>	32. 静裸藻	<i>Euglena deses</i>

及其邻近内湾的赤潮调查研究。兹将沈国英等(1996)报道的一次虾池隐藻赤潮的基本情况介绍如下:

1. 赤潮的发生过程

1995年4月8日,潘涂垦区17号池(40亩)开始出现局部池水变色(深褐色),经鉴定形成赤潮的生物属隐藻类的红胞藻(*Rhodomonas* sp.),这种赤潮生物细胞长11~13 μm ,宽8~9 μm ,具趋光性,主要分布在表层。赤潮生物密集区由小到大,至4月13日达到高峰期时的密集区面积约占全池1/5。密集区的池水呈酱油色,细胞密度达 2.75×10^8 个/L,叶绿素a含量竟高达1046.3 mg/m^3 。这期间虽经大量换水,仍未能缓解。4月16日赤潮生物开始大量死亡,密度下降,整个周期维持约10 d左右。赤潮发生以后,池内尚未成成的日本对虾陆续死亡。

2. 赤潮发生期间环境生态因子的分析

赤潮期间若干生态因子的测定见表12.4。

这次赤潮发生在4月份,正值厦门地区的雨季,降水带入大量陆源营养物质,邻近内湾和池内的营养盐含量都很高。赤潮发生前池水总无机氮上升至

38.94 $\mu\text{mol/L}$, 磷酸盐为 0.17 $\mu\text{mol/L}$, 进水渠的总无机氮和活性磷酸盐更高 (分别为 59.06 和 0.78 $\mu\text{mol/L}$)。还有, 这次赤潮是正值雨后放晴, 水温从 17.5℃ 升至 23℃ 左右, 比重由 1.016 下降至 1.013 的情况下出现的。因此天气、水温和比重的变化可能是诱发赤潮的另一重要因素。另外, 由于垦区附近是淡水河流入海处, 除了带来丰富的营养盐外, 还可能补充一些能促进赤潮发生的微量促生长物质而诱发赤潮发生。

表 12.4 隐藻赤潮期间虾池部分生态因子的测定

时 间	$\text{NO}_3^- - \text{N}$ /($\mu\text{mol/L}$)	$\text{NO}_2^- - \text{N}$ /($\mu\text{mol/L}$)	$\text{NH}_4^+ - \text{N}$ /($\mu\text{mol/L}$)	DIN /($\mu\text{mol/L}$)	$\text{PO}_4^{3-} - \text{P}$ /($\mu\text{mol/L}$)	Chl a /(mg/m^3)	COD /(mg/L)	T /℃	比重	pH 值
95.3.28	34.17	1.91	2.86	38.94	0.17	6.80	1.66	17.5	1.016	8.23
95.4.11	44.44	2.99	0.52	47.95	0.15	91.0	3.60	20.0	1.013	8.63
95.4.13	10.86	2.22	0.14	13.22	0.41	1046.3	6.83	23.0	1.014	8.60
95.4.16	21.92	1.65	0.64	24.22	0.30	224.2	4.85	23.5	1.016	8.59

3. 赤潮发生期间浮游植物组成的变化

赤潮发生期间,除了红胞藻暴发性增殖之外,虾池浮游植物的种类组成和细胞数量也发生明显的变化。赤潮发生前(3月28日),浮游植物种类较多,且优势种不很明显,其中硅藻类还占有一定优势。赤潮发生后,原有硅藻类或基本消失或数量迅速减少,引起浮游植物群落多样性迅速下降。

值得提出的是,赤潮发生前只少量存在的一些裸藻和甲藻类的数量也随赤潮发生而迅速增加,其中静裸藻(*Euglena deses*)的数量由赤潮前的 3.8×10^4 个/L 迅速增至约 4.0×10^6 个/L,增加 100 倍之多。甲藻类的原多甲藻(*Protoperidinium* sp.)也从未检出到很快增长至 3.8×10^5 个/L。随着赤潮的衰落,硅藻类的数量又逐渐恢复,上述两种藻类数量也迅速下降。这种情况说明赤潮期间,浮游植物种类组成和数量比例都呈现快速更替和变化。

四、赤潮的预测预报和防治对策

(一) 赤潮预测预报

赤潮预测预报是减轻赤潮危害的一项非常重要的工作。但是,由于发生赤潮的原因和机制尚未完全了解,还需要进行许多基础研究,因此迄今还没有一个普遍适用的赤潮预报模式。下面介绍几项预报的依据:

1. 根据水化特征的预测

由于海域的富营养化是发生赤潮的物质基础,因此,一切能反映海域富营养化的指标在赤潮预报中都是有用的。目前已提出一些以氮、磷、化学耗氧量等参数组成的富营养化程度判断公式可供实践上应用。除了藻类生长所必需的基本无机营养盐外,还应特别注意那些具有促进赤潮发生的微量物质的供应量,其中最受重视的是 Fe 和 Mn。因为很多现场和室内实验都已证实 Fe、Mn 对赤潮生物生长的刺激作用。最近,日本东京水产大学等研究单位提出利用硒(Se)含量变化预测赤潮的发生,因为赤潮发生之前,随着浮游植物的增殖,表层海水中 Se 浓度就有所上升,赤潮高峰值时,硒浓度是平时的 3 倍以上。此外,张水浸等(1994)认为,水体中 pH 值和溶解氧(DO)也可作为预测指标,当 pH 值超过 8.25,DO 的饱和度超过 110%~120% 时,有可能在未来几天内发生赤潮。

2. 根据水温、盐度和气象条件的预测

很多赤潮事例表明,海区表层水温在短时间内的急剧上升且有成层现象,以及在河口、内湾因降雨或河流径流量增大而引起盐度变化,常可诱发赤潮发生。因此,可根据海区出现的上述异常现象来预测赤潮发生的可能性,日本学者曾应用过这种方法并有一定效果。例如,兵库县的明石发生 *Chattonella* 赤潮的年份往往与 5 月份的水温变动量(TD 值)和盐度变动量(SD 值)有关。有的学者认为,可对观测水温进行累积来预测赤潮发生的时间。

气象条件包括风、气压等因素,很多赤潮事例表明,当其他条件具备时,若天气形势发展比较稳定,海区风平浪静,阳光充足、闷热的日子里,就有可能发生赤潮。

3. 根据生物学特征的预测

①赤潮生物的增殖速度:跟踪海区中各种赤潮生物的增殖情况,就可能在赤潮发生的起始阶段预测赤潮可能发生的时间。例如,本城等在博多湾和箱崎港连续跟踪 *Heterosigma* 的增殖过程,发现这种赤潮生物从 5 月 24~25 日开始增殖,5 月 31 日出现第一次赤潮时密度为 36.6×10^7 个/L,即形成赤潮需 7 天,计算为每天分裂 1.35 次。

②叶绿素 a 的变化:叶绿素 a 是藻类细胞生物量的一个指标,也是海区富营养化程度的一项指标。一般认为,当监测中发现叶绿素 a 含量超过 10 mg/m^3 并有继续增高的趋势时,就预示赤潮可能即将出现。目前大面积测定叶绿素

a 和水色的卫星和航空遥感技术已开始实际应用,将大大推进赤潮预测预报的进展。

③“种子场”的调查:赤潮生物在不利环境条件下会形成休眠孢子或胞囊沉于海底,待环境条件适宜时萌发并大量增殖。因此,若能查清赤潮生物种子场(范围、种类、数量)并了解其萌发条件,也有助于赤潮的预测预报。

此外,还有一些其他的预测依据,例如以海区细菌类别及数量变化、赤潮藻类的光合活性等来作为赤潮预测的方法。

应当强调指出,在实际工作中对上述几种预测赤潮的依据应尽可能考虑多项目连续跟踪和综合性分析判断,才能获得较为准确的预测预报效果。

(二)赤潮的预防对策

赤潮的危害很大,但治理却很困难。迄今已有很多实验室和小型水体的实验研究。例如,向水中施撒黏土矿物,一方面增加水的混浊度,限制浮游植物的生长,另一方面黏土还可以吸附水中的大量 N、P 等营养物质并沉淀到海底。实验证明,这些被吸附的营养元素的再释放是微不足道的。但是这些治理措施都是在较小水体中进行的,目前尚无在大面积水体应用的比较理想的治理方法,因此对于赤潮现象必须坚持“以防为主”的对策。

1. 富营养化物质入海负荷的控制

富营养化是赤潮发生的物质基础,所以控制海域的富营养化水平就能有效防止赤潮发生或大大减少赤潮发生的机会。沿岸、内湾富营养化物质的主要来源是城市生活污水、工厂排出的污水、畜牧业排水和农田肥料流失等四个方面。据 1980 年的统计,我国沿海地区各种工矿企业每年排放的工业废水和生活污水达 66.4 亿 t,其中工业废水的入海量相当于生活污水入海量的 2 倍。随着经济的发展和沿海城市人口的不断上升,各种富营养化物质入海量还会继续增加,因此必须加以严格控制,各种污水入海量应以该海区的自净能力为依据。

除了控制污染物质入海总量以外,还应在入海之前先进行污水处理(主要是降低 BOD 和 COD 值),按国家规定的排放标准处理后方可排入海中。

2. 海区自身污染控制

近岸、内湾的自身污染主要来自沿岸区的水产养殖。我国近 10 多年来,海水养殖业获得突飞猛进的发展,仅对虾养殖的面积就已超过 200 万亩,有些

地方已出现局部过度养殖的现象,对虾养殖中通过进、排水过程加速邻近海区的富营养化进程。若对虾产量与合成饵料的用量之比以 1:2.5 计算,其饵料残渣和代谢产物、粪团、蜕壳等所形成的各种颗粒的和溶解的富营养化物质占总饵料量的 50% 以上,它们最终都将进入邻近海区,成为不可忽视的污染源。

控制海区自身污染的途径首先是要规划养殖面积的合理布局,避免出现局部过度养殖的局面。因为对一个特定海域来说,盲目扩大养殖面积,最终不仅会造成海区遭受严重污染,反过来也会损害养殖业的发展(容易发生病虫害)。另一方面,应通过建立生态养殖系统来减轻养殖水体自身污染程度。生态养殖是以适宜的鱼、虾、贝、藻科学合理搭配的混养方式进行生产,将养殖池塘的各种生态位充分利用起来,既可达到提高产量(不增加投饵量)又可减轻各种有机质污染负荷,尽可能形成一个相对平衡的自我循环系统。

3. 富营养化水体和底质的改善

对富营养化海区可利用各种不同生物的吸收、摄食、固定、分解等功能,加速各种营养物质的利用与循环来达到生物净化的目的。利用海生植物吸收剩余的营养盐类,利用浮游动物和底栖动物摄取各种碎屑有机物,利用细菌同化、分解有机物等等,其中,植物的净化作用特别重要。例如,在水体富营养化的内湾或浅海,有选择地养殖海带、裙带菜、羊栖菜、紫菜、江篱等大型经济海藻,既可净化水体,又有较高的经济效益。

我国沿海地区进行了港湾围海造田或为交通方便修建海堤等工程,这些工程建设有的会导致港区的纳潮量大大减少,明显地影响水交换量,影响水体通过潮流的净化作用,还可能加速淤泥沉积。在情况比较严重时,从长远的生态效益和经济效益出发,在进行充分科学论证基础上,甚至应考虑重新将堤岸打开。今后在进行类似工程建设时,应充分考虑其生态效应,绝对不能盲目上马。

本章提要

1. 随着工农业的发展,海洋环境被污染的程度愈来愈严重,主要的污染物质有石油、重金属、农药、有机废物和生活污水、放射性物质等,此外,热污染也是沿岸局部海区的重要污染源。海洋污染的特点是:①污染源广;②持续性强、危害大;③扩散范围广;④防治困难。

2. 污染物质入海后通过物理、化学和生物过程而在海水、沉积物、大气和

生物体之间移动,污染物质也可能由一种存在形式向另一种存在形式转化。海洋能通过本身的物理、化学和生物净化机制使污染物质的浓度逐渐降低乃至消失。

3. 尽管海洋有一定的自净机制,但如果海洋污染超过该海域的自净能力,就出现海洋污染并造成严重后果。环境容量是指在人类生存和自然生态不致受害的前提下,某环境所能容纳的污染物的最大负荷量。环境容量决定于环境的空间大小、环境各要素(如潮流、水交换条件等)特征以及污染物本身的理化性质。海洋环境管理的关键是污染物总量的控制。

4. 海洋生物对很多污染物质有富集和积累作用,并通过急性中毒或慢性中毒效应危害生物体的存活。慢性中毒对生物体及其种群更具潜在危害性。在污染严重的海域,生物群落的种类组成将发生相应的变化,物种多样性下降,耐污种类的数量猛增,群落的结构和功能受到干扰破坏,生态环境不断恶化。

5. 海洋污染的生物监测包括利用对污染物有敏感反应的生物或耐污染的生物等污染指示生物的数量变化的监测,也可以通过生物群落的种类组成、多样性指数变化来监测。此外,生物体残毒测试也是一种生物监测方法。

6. 海洋中某些微小浮游生物爆发性增殖形成的赤潮是一种海洋灾害。主要赤潮生物是甲藻类、硅藻类和蓝藻类。赤潮的危害主要表现在:①赤潮生物大量繁殖堵塞鱼、贝类等海洋生物呼吸器官,使之不能执行正常的呼吸功能;②赤潮生物大量繁殖和死亡导致环境严重缺氧,引起海洋生物的窒息死亡;③某些赤潮生物产生有毒的代谢产物,引起鱼、贝类中毒死亡;④居民通过摄食中毒的海洋动物而中毒。

7. 产生赤潮的原因是很复杂的,海区富营养化是引发赤潮的物质基础,温度、盐度的变化,某些促进赤潮生物生长的微量有机物质和微量金属元素的存在以及天气的突然变化都是诱发赤潮的重要原因,可作为赤潮预报的依据。赤潮形成的原因是多方面的、综合的,因此还需要继续深入调查研究才能真正做好预测预报工作。

8. 在多项连续跟踪和综合分析的基础上有可能进行赤潮预报,其监测和分析主要指标有营养盐和微量金属元素、微量有机物质等发生赤潮的物质基础的指标、水温、盐度和气象条件的变化以及生物学特征的调查,包括赤潮“种子场”、群落中赤潮生物增殖速度的变化和叶绿素 a 含量的变化等。赤潮的中期预报比短期预报难度大得多。

9. 赤潮的治理是一个难度很大的问题,迄今尚无在大面积水体应用的比较理想的治理方法。因此,对于赤潮现象必须坚持“以防为主”的对策,其中最

重要的是控制营养物质入海量,还应该控制沿岸内湾水产养殖的规模和建立科学的生态养殖模式,养殖大型海藻对吸收海水中过量的营养物质有重要作用。

10. 概念与术语:海洋污染(marine pollution),环境自净(environmental self-purification),环境容量(environmental capacity),生物浓缩(bio-concentration),生物富集(bio-enrichment),生物积累(bio-accumulation),生物放大(bio-magnification),指示生物(indicator organism),半数致死浓度(median lethal concentration),赤潮(red tide),富营养化(eutrophication)

思考题

1. 海洋污染物质有哪些主要类别?海洋污染有什么特点?
2. 举例说明海洋污染物质的迁移与转化过程。
3. 举例说明海洋的物理净化、化学净化和生物净化机制。
4. 海洋污染有哪些生物学效应?
5. 海洋污染的生物学监测有哪些主要内容?
6. 赤潮现象有哪些危害?
7. 简述赤潮发生的原因。
8. 哪些环境和生物学参数是赤潮预报的基本依据?
9. 说明预防赤潮的基本对策。

第十三章 保护海洋生物多样性

学习目的:本章要求掌握生物多样性的基本概念、内涵和海洋生物多样性的特点,了解海洋生物多样性为人类提供的各种服务功能、人类对海洋生物多样性的严重威胁以及保护海洋生物多样性的基本原则和途径。同时,对退化生态系统的基本特征、受损生态系统恢复的生态学原则和基本途径有初步的了解。

第一节 生物多样性的概念及其与人类的关系

一、生物多样性的定义和内涵

生物多样性(biodiversity)是指栖息于一定环境的所有动物、植物和微生物物种、每个物种所拥有的全部基因以及它们与生存环境所组成的生态系统的总称。因此,生物多样性包括物种多样性、遗传多样性和生态系统多样性三个基本层次。生物多样性反映生物有机体及其赖以生存的生态综合体(ecological complex)之间的多样性和变异性。生物多样性是人类生存和发展的基础,它与全球变化和可持续发展被列为当代生态学和环境科学的三大前沿领域。

(一)物种多样性

物种多样性(species diversity)是指地球上生命有机体的多样化,它是生态系统的基本组分,也是基因和染色体的载体,在生物多样性三个基本层次中,物种多样性是最明显、最直观的一个层次。据估计,地球上现有 500 万~3000 万个物种,而科学家已定名的仅约 140 万(表 13.1)。

从总的物种数来说,陆地的物种数要远多于海洋。然而,从大的分类单元看,海洋中生活的门类大大超过陆地。地球上动物界共有 36 门,除了有爪动物门外,其余门类均在海洋中出现,其中 13 个门是海洋独有的门类,而淡水则没有特有的门,这就表明,海洋的物种多样性比陆地高。海洋中残存着大量古老的孑遗物种,如被称为活化石的矛尾鱼、鲎和海豆芽等,反映了海洋生物在

进化过程中的意义。

表 13.1 地球上现存生物已描述的种数 (McNeely 1990, Wilson & Peter 1988)

类 别	种数(10^3)	类 别	种数(10^3)
细菌和蓝藻	4.76	昆虫	751.00
真菌	46.98	其他无脊椎动物	132.46
藻类	26.90	软体动物	50.00
高等植物(苔藓、种子)	267.75	棘皮动物	6.10
原生动物	30.80	硬骨鱼类	16.09
海绵动物	5.00	两栖、爬行类	10.48
腔肠动物	9.00	鸟类	9.20
环节动物	24.00	哺乳类	4.17
甲壳动物	38.00	合计	1435.66

不管是陆地或海洋,不同门类的种类和数量有很大差别,例如,海洋动物的种类远多于植物种类,小型种类(如海洋中的浮游植物和浮游动物)远多于大型种类(如大型褐藻、红树林、鲨、鲸等)。

物种多样性的另一个特点是多样性水平在纬度分布上有很大差异,热带地区的物种多样性比温带、寒带的高得多。例如,热带海洋的珊瑚礁与陆地的热带雨林一样都是物种最丰富的地区。在热带海洋中,印度-西太平洋(特别是介于菲律宾、印尼和澳大利亚北部之间的区域)物种最为多样化,其次是东太平洋和西大西洋,而物种多样性最低的是东大西洋海区。

当今地球上如此众多的物种是经历 30 多亿年的进化和通过自然选择、适者生存而发展起来的。在这个发展历史长河中,不断有物种因不能适应环境的变化而灭绝,同时也不断有新的物种形成,总的来说,地球上的物种数量是逐渐增加的,到了近代由于人为因素(如人类过度利用生物资源以及环境污染和破坏)造成物种灭绝速度大大超过物种形成的速度,导致更多物种面临濒危灭绝的厄运。

(二)遗传多样性

遗传多样性也称基因多样性(gene diversity),广义上可以理解为蕴藏于所有动物、植物和微生物有机体中的遗传信息的总和;狭义上可以理解为种内不同种群之间或一个种群内不同个体之间的遗传变异的总和。

同一种群内的不同个体通常在基因上是互有差异的,这种具有差异的基因类型称为等位基因(allele),任何个体拥有的特定等位基因的组合称为基因

型(genotype)。个体的特性即个体表现型(phenotype)代表其形态上、生理上的特征,个体表现型是受基因型特性和环境影响共同作用所决定的(图 13.1)。

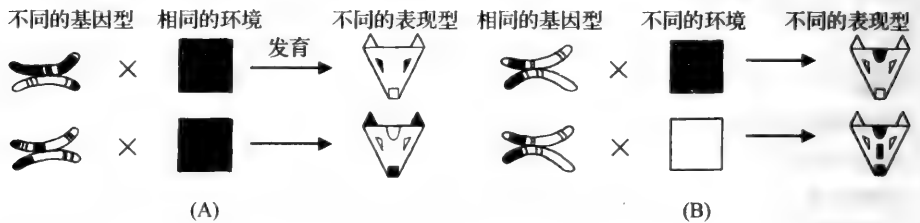


图 13.1 个体基因型在特定环境中是表现示意图 (引自 Primack 1993)

在有性繁殖时,后代通过基因重组(gene recombination)从双亲那里接受了独特的基因和染色体组合,则其基因变异就可能增加。由于等位基因的存在,某些遗传上不同的个体在生存和繁殖能力方面也有差别。一个物种的遗传变异愈丰富,则它对环境变化的适应性就愈强。反之,遗传多样性贫乏的物种,在进化上的适应性就较差。种群的大小与遗传多样性有密切关系,具有较高遗传杂合性的个体,往往有较强的生命力、抗病力、发育的稳定性和较快的生长速度;而种群由于各种原因而变小易造成近亲繁殖、遗传漂变,使杂合性丧失。因此,保护遗传多样性首先要保护物种多样性和保证各物种有一定的种群大小。另一方面,分布地域广、寿命长、基因交流频繁,处于演替末期阶段群落中的物种也具有较高的遗传变异水平,影响种群遗传结构最重要的因素是繁育系统和基因交流程度,而一些养殖种类的放养(放流)则可能使同种生物基因完整性受到威胁,所以应当注意对原种种质的保护问题。

(三)生态系统多样性

地球上存在各种各样的自然环境,各自栖息着差异很大的生物群落。生态系统多样性(ecosystem diversity)是指生物群落与生境类型综合体的多样性,它是生物多样性的最高层次,也是物种多样性和遗传多样性存在的基本保证,同时也是人类必不可少的发展空间和生存条件。

生物圈包括海洋、陆地、湖泊(和河流)等三大类型的自然环境,适应于其中生活的物种组成差异很大,生态系统包含着很多不同的层次,同一层次也包含很多各有差异的生态系统。陆地生态系统的生产者主要是树、草,而海洋生

态系统则主要是单胞藻浮游植物,前者的消费者主要是昆虫、鸟类、兽类以及土壤节肢动物、环节动物和圆口动物,后者主要是浮游甲壳类、鱼类和底栖甲壳动物、软体动物。陆地和海洋又各自可划分为一些次级生态类型,如陆地的森林、草原、荒漠等等生态系统,海洋有近岸、大洋、深海、极地等等生态系统。即使是相同类型的生态系统,但分别处于不同地理区域,其环境特征和生物组成也有差别。例如,同是海陆交界的河口湾生态系统,就有淹没河口湾、峡湾型河口湾和沙洲河口湾的差别。同样的,在不同海域的上升流生态系统、红树林生态系统、珊瑚礁生态系统以及各种类型的潮间带生态系统都有各自的环境和生物组成特点。

生态系统的多样性不仅包括环境和生物群落类型的多样化,还包括结构与功能统一的多样性及其动态。不同生态系统的功能过程(能量流动和物质循环途径等)也各有差异。例如,大部分海洋生态系统的生产者主要依靠光合作用制造有机物,而在深海热液喷口的生态系统则完全是依靠细菌的化学合成来生产有机碳。珊瑚礁生态系统的初级生产者是通过有效地反复利用周围稀薄的营养物质来维持较高的初级产量。珊瑚礁生态系统和盐沼生态系统的能流、物流结构也有不同的特点。

生态系统的环境(生境)与其生物组成是统一整体,当一个自然生态系统被破坏或消灭后,其中的物种赖以生存的条件也就恶化或不存在,必然引起物种多样性和基因多样性的下降或消失。

我国海域辽阔、海岸线漫长、曲折,其中包含很多类型的海洋生态系统,诸如河口湿地、红树林、珊瑚礁、近岸上升流等各种近岸浅海生态系统以及各类岛屿生态系统,也就是说,世界海洋的大部分生态系统类型都在我国出现。

我国邻近海域既是印度-西太平洋海洋生物分布的北界,又是一些北太平洋暖温种和少数冷水种分布的南界,物种非常丰富。根据最近出版的《中国海洋生物种类与分布》(黄宗国 1994)收集的资料,我国已记录的海洋生物达 20 278 种,其中动物界已记录的 24 个门中,超过 2500 种的有节肢动物、脊索动物和软体动物等 3 个门。超过 100 种的有腔肠动物、环节动物、扁形动物、苔藓动物、棘皮动物、尾索动物、线虫动物和海绵动物等 8 个门。据估计,我国脊椎动物的物种约占全球物种的 1/10,但是,我国海洋生物占全球海洋生物的比例则远远超过 1/10。我国的海洋鱼类有 3000 种左右(淡水鱼类只有 800 种左右),占世界已记录的鱼类种数的 1/6。此外,世界海洋生物的 28 个门类中,有 13 个是海洋独有的,我国则有 12 个门类是海洋生境独有的。总之,从总体上看,我国是亚太地区物种最丰富的国家,而海洋的物种就显得更为丰富。

二、海洋生物多样性与人类的关系

生物多样性不仅提供人类所必需的各种食品、药物和各种工业原料,同时还具有保护人类生存环境的功能。有人认为,人类是完全依赖于其他生物的,我们呼吸的每一口空气、吃的每一口食物、喝的每一滴水都源于生物多样性,其他生物是我们的资源,也是我们赖以生存和繁荣的生命支持系统,这是一个基本事实。下面仅以海洋为例说明生物多样性对人类生活的贡献。

(一)食品、药物和工业原料

海洋为人类提供非常重要的食物来源。虽然大部分海洋初级产品不能被人类作为直接的食物加以利用,它为人类提供的食物总量仅占人类消费总量的2%,但是鱼、虾、贝等海产品却是人类所需动物蛋白的重要来源,人类消费的高质量蛋白质约有20%来自海洋,在很多发展中国家,这个比例更高(表13.2)。海洋每年水产品总产量(包括动物和大型藻类)已达1亿t,大部分被人类直接食用,少部分加工作为养殖动物的饲料。

表 13.2 不同国家海洋食物在所消耗的动物蛋白中的百分比

国 家	%	国 家	%
澳大利亚	6	日 本	51
加拿大	10	马达加斯加	15
中 国	19	摩洛哥	24
加 纳	50	菲律宾	50
印 度	13	塞内加尔	38
印度尼西亚	60	联合王国	9
意大利	10	美 国	6
象牙海岸	31		

除了动物性蛋白外,很多大型海藻(如海带、紫菜、石花菜等)也被人们作为食品直接消费,特别是在很多地处热带的发展中国家的沿海地区,海藻是重要的食物品种。

很多国家(特别是东方国家)已经从陆地生物获得大量有价值的药物,对于海洋药物的开发利用则较少,实际上,海洋生物可能是一个潜在的药材宝库。例如,人们早已利用海藻提取物(或植物体本身)用于治疗甲状腺病、高血压和肺结核等疾病,将海马(海龙科鱼类)用作止痛、强心、催产的药物。海洋

中仅有毒鱼类和蛇类就达数百种,有的毒性比氰化物还要强得多,可作为多种用途的药物原料。近几十年来,海洋药物开发中对一些抗病毒和抗癌药物的开发研究已取得一些很重要的成果。例如,从荔枝海绵(*Tethya crypta*)提取物中发现自然形成的阿拉伯糖苷的化合物,在此基础上开发了抗病毒药物阿拉伯糖苷 A 和 C。一些被囊类海鞘被认为是提取抗癌药物的重要海洋生物,已经从一种 *Trididemnum* 属的海鞘和一种短腹海鞘(*Aplidium albicans*)中分别提取出 didemnins 和 didemnins B,被囊类还可提取另一类特效抗癌药物 ecteinascidins。另外,已从苔藓虫、海兔中分别提取出苔藓斯大丁和海兔斯大丁这类药物。目前已有很多机构正在研究海生药用化合物的开发与利用,希望能不断找到直接使用的药品或加工成药品的化学物质。例如,已经发现海洋中一些固着动物是可利用的化学防卫性生物的重要对象(这种不能动的固着生物在进化中逐渐产生了一些能抵御捕食者、寄生者和其他天敌的化合物,因而引起人们特别关注)。最近,我国科研人员从东南沿海采集海洋生物标本进行的药物开发研究中,发现 15 个科和 23 种海洋生物具有不同程度的抗肿瘤活性,其中叶托马尾藻、铁钉菜和蓝斑背肛海兔的抗癌活性极为明显,先后从这三种生物中分离出 100 种化合物,鉴定其中 56 种化合物的化学结构,经实验表明,这 56 种化合物中大部分均有显著的抗肿瘤活性。由此可见,海洋生物作为药物的开发利用前景十分广阔。不过,为了能够达到持续利用的目的,必须注意对那些可开发为药品的海洋生物加强保护和管理,制定开发管理政策,避免一拥而上造成种群衰退直至灭绝的局面。

沿岸海区生长的褐藻、红藻、绿藻是很重要的食品化工原料,例如产量很高的大型褐藻除被用于家禽家畜饲料外,还可以作为土壤改良剂、化肥,并且是制造在食品、医药领域中有广泛用途的藻蛋白酸盐的重要原料。江蓠、石花菜等红藻类可提取多糖类物质,是生产琼脂和鹿角胶的原料。海洋单细胞藻类的利用较少,但其中有的种类对于补充人类食物来源具有很重要的潜在意义,目前也开始被开发利用,例如在高盐水中生长的杜氏藻被人工养殖作为生产维生素和食品色素(β -胡萝卜素)的原料;螺旋藻属的一些海产蓝藻(被称为“人类最佳保健食品”)也被大量养殖作为保健品或鱼饲料的添加剂。红树林这类海岸高等植物的用途也很多,除了红树林本身可作为建筑木材或燃料外,还是高级纤维原料以及用来提取丹宁,目前对它们的药用价值也在研究中。在动物方面,利用软体动物的贝壳制造生石灰用于建筑行业是人们最为熟悉的。还有,甲壳动物的几丁质可广泛应用于农业、生物技术、工业污水净化和食物添加剂,造礁珊瑚的骨骼碎片可用于外科手术作为移植骨片,这种植入的碎片中的碳酸钙还能被吸收并变成骨头成分。总之,海洋生物作为人类

食品、药物和工业原料的应用前景是非常广阔的。

(二) 保护人类生存环境的作用

从宏观的角度看,全球气候变化是全球变化的重要内容,人们最关心的是大气 CO_2 含量。很多科学家认为,由于大量燃烧化石燃料以及陆地森林面积不断减少,大气 CO_2 含量不断上升,导致出现温室效应,它是关系人类生存环境的重要问题。海洋生态系统能通过生物泵的作用吸收大气中的 CO_2 ,成为控制大气 CO_2 含量的最重要机制(见第九章)。虽然目前对通过海洋生物泵到底能净吸收多少大气 CO_2 尚无准确数字,但毫无疑问,生物泵是调节大气 CO_2 水平、减轻温室效应的最重要过程。

海洋浮游植物是生物泵最基础的结构,它们不仅能吸收 CO_2 、放出 O_2 和制造有机物,同时通过释放 DMS 到大气中并形成云层以反射太阳辐射能,从而也有缓解温室效应的作用(见第一、九章)。假设这些浮游植物由于某种原因减少了,那么生物泵和 DMS 释放的效率也都将下降,地球上的生物(包括人类)就将面临大灾难。从这个意义上说,这些肉眼不易看见的微细生物及其生态功能对人类生存环境有重要意义。

从局部区域看,沿海是人口密集和经济较发达的地区,沿海也是容易遭受海洋灾害(如风暴潮)、海水侵袭的地区,但是,沿海海草场、红树林和珊瑚礁等生态系统却有保护海岸的作用。例如,许多热带海岸的红树林形成的屏障可以抵御风暴潮及其波浪的袭击,减轻或避免海岸土层流失。同时,红树林的根系、枝叶能减缓水流速度,有助于阻止颗粒的重新悬浮,因而能起固定沉积物的作用,为一些陆生植物的移植创造条件。此外,红树林也有清除溶解营养物质和净化水质的作用。除了红树林外,盐碱滩及海草场生态系统也有类似的功能,珊瑚礁生态系统也有造地和抵御风暴潮的作用。

(三) 海洋生物多样性的其他功能

海洋生物多样性还有休闲旅游、科研和教育等各种服务于人类的功能。

随着人们生活水平的提高,生态旅游业成为一个迅速发展的行业,在许多发展中国家,旅游业的收入占国民收入的比例不断提高。生态旅游业的基础就是生物多样性,包括自然生态系统(珊瑚礁生态系统就是突出的例子)、自然保护区以及自然博物馆、水族馆等。这些生态旅游基地也是进行生物多样性研究的基地,科学工作者可以从中进行从基因到生态系统的各个层次的研究。

此外,生物多样性的价值还涉及伦理道德的范畴,其中心思想是认为每种生物都有自身的价值和存在意义,保护生物多样性具有呼唤人类天性以及教育人类与自然协调相处的作用。

当前科学技术水平已经可以通过基因工程培育出符合人类需要的动、植物,包括利用基因工程技术实现生长激素基因、抗冻蛋白基因和抗病基因的转移。例如,在海洋生物方面,已有从生长迅速的鱼类(白斑狗鱼和大眼鲈鱼)分离出生长激素基因,将外源生长激素基因重组导入各种鱼的卵中,并整合在鱼的染色体组 DNA 上,在亲体和子代中表达,从而加快生长速度。毫无疑问,基因工程具有很广阔的应用前景(包括优良品种的选育、医治疾病的药物开发等)。但是,我们也必须预先防范生物技术可能产生的各种风险,生物技术改性活体的生产、转运和释放有可能对环境和生物多样性造成危害。所谓“生物安全”就是指对由现代生物技术的开发和应用可能产生的负面影响所采取的有效预防和控制措施,目的是保护生物多样性、生态环境和人类健康。

第二节 海洋生物多样性面临的威胁

随着地球上人口的增加、工业和科学技术的发展以及人类不断提高生活水平的愿望,海洋生物多样性与陆地一样面临着严重的威胁。这些威胁除了自然因素外,主要来自人类的干扰,包括过度捕捞、环境污染、生物栖息的环境退化以及无控制的旅游活动和外来物种的入侵等。

一、海洋生物资源的过度利用

(一)海洋鱼类的过度捕捞

人类每年从海洋捕捞和收获上亿吨的鱼、虾、贝、藻等海产品是对海洋生态系统造成的最严重冲击。高强度捕捞的结果造成大多数高等级的鱼类数量急剧下降,出现过度捕捞的局面。例如,大西洋西部的金枪鱼的产卵种群自 1970 年以来下降了 80%,在墨西哥湾则自 1975 年以来下降了 90%。在加拿大东部和英格兰沿海,已有 200 年捕捞历史的鳕和黑线鳕,到 20 世纪末几乎不能形成渔业了。我国一些传统渔业对象(如大黄鱼、带鱼等)也因过度捕捞导致产量大幅度下降。1995 年联合国粮农组织的报告称,70% 以上的海洋鱼类资源处于过度捕捞的状态。与此同时,渔业对象逐渐转向营养级次较低的、个体较小的种类(原先它们是被传统渔业对象作为食物的),图 13.2 示过度捕

捞鳕鱼后,鳕和狗鲨种群数量的增加。黑海在 20 世纪 60 年代商业性捕捞的 26 种鱼类中,很多种是大型捕食者,由于过度捕捞(还有污染及筑坝),目前可供商业性捕捞的种类只有 5 种较小型的鱼类(其产量也比以前增加了)。南极的商业性捕鲸使鲸的数量急剧下降,结果以南极磷虾为食物的动物数量上升了。我国东、黄海在 20 世纪 50~60 年代是以底层鱼类(带鱼、小黄鱼)为主,70 年代初以中上层鱼类(太平洋鲱鱼)为主,随后有蓝点马鲛和鲈鱼,至 80 年代和 90 年代则转变为小型中上层鱼类(如黄鲫、鳀鱼)为主。由于这些小型中上层种类处于较低的营养级次,生物量明显高于底层鱼类为主的群落。目前鳀鱼资源量已出现下降迹象,底层小型鱼类(如玉筋鱼)明显增加。这种渔捞对象的转变有哪些生态上的后果尚不十分清楚,但可以肯定的是反映了海洋生态系统接近顶级的种类减少了,群落结构产生了变化,同时也引起浮游生物群落和底栖生物群落种类组成和数量比例的改变,群落的营养结构也会随之改变。另一方面,新的捕捞对象多为中上层鱼类和小型种类,它们的资源量变化较大,也比较容易随环境变化而波动。因此,近二十年来渔业产量的提高是否能保持稳定上升趋势,现在还很难下结论。

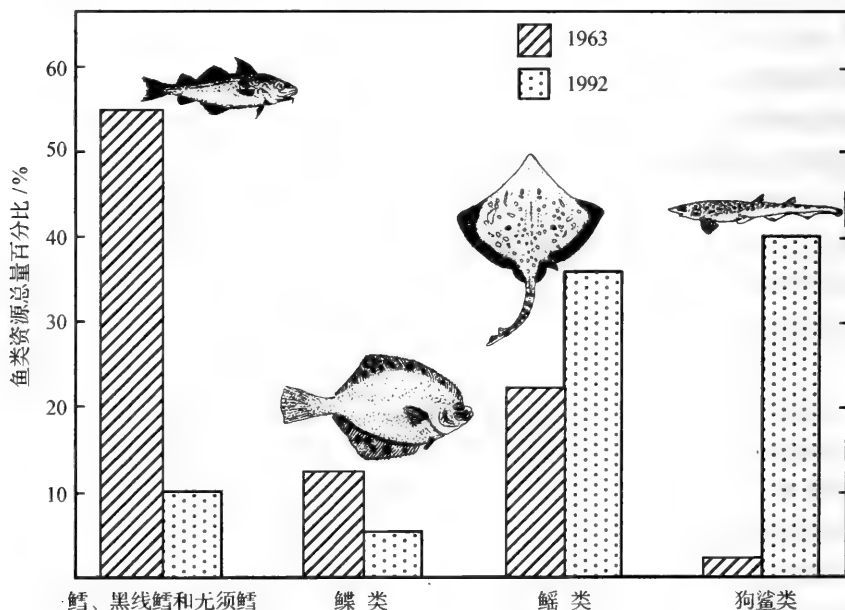


图 13.2 1963~1992 乔治滩鳕、黑线鳕和无须鳕过度捕捞导致鱼种相对资源量的改变
(据美国海洋渔业中心,转引自 Lalli & Parsons 1997)

此外,不合理的捕捞方式也导致大量非目标对象的连带死亡。例如,商业捕鱼用的漂流刺网在捕捞鱼类、头足类等目标种类时,同时也连带杀死鲨鱼、海龟、海鸟和其他海洋动物。据估计,海洋每年被捕杀的鲨鱼中有一半是死于刺网的连带网杀。在某些局部水域还有野蛮的“炸鱼”作业,其后果是在爆炸波及的范围内,不管什么生物种类,也不管是成体还是幼体,统统不能幸免于难。

(二)其他海洋生物的过度利用

人类过度利用海洋生物资源还导致那些珍贵物种濒临灭绝,为了盈利目的,大量捕杀海洋哺乳动物和使这些物种的数量大幅度下降就是其中明显的例子。鲸类是世界上体型最大的动物,鲸皮、鲸骨和脂肪都是市场上的俏货,长期以来鲸被大肆猎捕。虽然为了避免鲸类的灭绝,半个世纪前国际捕鲸委员会就提出控制或暂停捕鲸活动,但有些国家仍以各种借口(如辩称用于科学研究)继续大量捕杀。据报道,从1940年至1986年间,商业性捕鲸者捕杀了大约50万头鲸。例如,座头鲸在大量被捕杀前的种群数量估计有125 000头,现在只剩下12 000头。露脊鲸也从50 000头下降至3 000头。南大洋特里斯坦-达库尼亚群岛周围露脊鲸在19世纪和20世纪60年代出现两次灭绝高峰。其他一些海洋哺乳动物也属濒危物种,包括海豹、海狮、海象、海獭和海牛中的一些种类,有的则已经灭绝,如无齿海牛(*Hydrodamalis gigas*)已经在1768年灭绝,从它被发现到灭绝仅27年。海洋哺乳动物往往是个体大、生命周期长、达到生殖年龄时间长、产仔量少的海洋高等动物,种群对被过度猎捕特别脆弱,种群数量很难恢复。

鲨鱼也是被大量捕杀的对象。鲨鱼翅是上等食品,近20年来捕鲨已成为一种快速发展的职业,有的渔民甚至仅把鱼翅割下,鱼身仍丢弃于海中。已知有些鲨鱼(如柠檬鲨 *Negaprion brevirostris*)的幼鲨数量已急剧下降。值得注意的是,鲨鱼也是性成熟慢、生殖周期长、每次仅产少数几条幼鲨的K选择种类,过度捕杀使种群急剧下降并难以恢复。

除了鲸、鲨鱼外,其他许多海洋动物(包括鸟类、爬行类等)也面临人类过度捕杀的局面。陆地上,没有任何一种鸟类象海鸟和海滨鸟一样遭到那么直接的损害。例如,一种最有名的不能飞行的大海雀由于被大量捕杀以获取肉和蛋,于1844年最后一只大海雀被冰岛居民杀死后,宣告这种海鸟的灭绝。一些含脂量很高的企鹅也难免厄运。例如,由于被过度捕食,导致Macquarie岛上的王企鹅群落毁灭;在Falkland岛上的岩企鹅在19世纪中叶至少被杀死

200 万只。又如,日本短尾信天翁和美国东海岸的燕鸥也几乎被完全杀死。

海龟由于其药用价值高而成为另一类被人类利用而遭到损害的海洋动物,很多渔民利用一切机会捕获海龟。海龟大部分时间都生活在海中,只有成熟后的雌龟每 2~4 年到海岸筑巢下蛋,这种习性是沿海居民捕获海龟的最好机会。例如,1947 年到墨西哥海滩筑巢的雌棱皮龟有 42 000 只,到 1968 年时只有 5000 只,现在则一个产卵季节里仅 300 多只海龟到海边筑巢。海龟产下的蛋及幼龟返回海洋途中也大量被居民掏取与捕捉,并且受到鸟类等其他动物的捕食,因此海龟也是亟待保护的海洋动物。

很多海洋无脊椎动物也被过度采捕。例如,在地中海和加勒比海大约有 15 种海绵动物因商业捕捞而遭到毁灭性灾难。珊瑚礁的各种美丽漂亮的珊瑚以及一些腹足类软体动物(如法螺)都被大量采捕作为观赏、古玩商品出售。

二、人类活动对海洋自然环境的破坏

(一)底层拖网对海床环境的破坏

海底并非由各种沉积物简单的、无规律的覆盖着,而是各种非生物成分、生物成分以及生物活动相结合的产物。大多数海底结构(如沙滩、泥滩中的洞穴)并不易被人们肉眼观察到,但是我们知道海底是结构高度复杂的复合体。商业用底拖网作业对海底环境造成了极为严重的后果,虽然人的肉眼也同样看不见这种破坏的景象。据报道,一个宽 20 m 的捕虾拖网每小时拖 5 km,10 h 内就可扫遍 1 km² 海床,有的海区的捕虾作业每年可横扫其拖网过的海床好几遍。拖网不仅直接影响与其接触的目标和非目标生物,更严重的是拖网象风暴一样干扰海床,卷起沉积物(包括有毒物质的再悬浮),造成海床自然条件发生变化,破坏底栖生物的生存环境,同时也破坏了其正常的底栖生态过程,包括碳固定、营养物质循环、碎屑分解作用和营养物质重新回到水层等生态功能。随着拖网船的增加和船舶马力的增大,拖网作业对海底环境造成的危害也更加严重。

(二)人为改变沿岸区的自然环境

沿岸区是人类活动最频繁的区域,也最容易遭到人类的改造与破坏。

1. 砍伐红树林和改造盐沼滩

红树林是热带、亚热带岸线最重要的生态系统之一,也是被人类严重破坏的生态系统。一方面人们为了获得木材和燃料而大肆砍伐红树林,另一方面是为了扩大耕地面积(如种植水稻)或建造养殖场而破坏红树林,很多国家的红树林沼泽已遭严重损害。例如,泰国在 1961 年至 1979 年丧失 30% 的红树林,菲律宾近 100 年来已有超过一半的红树林被毁灭。我国历史上红树林面积达到 25 万 ha,至 20 世纪 50 年代剩 5 万 ha,现仅存 1.5 万 ha。红树林被砍伐和生境被破坏后,其重要的生态功能(包括保护岸线和周围农田、维持河口区的高生产力、提供海洋生态系统碎屑食物等功能)也随之消失。与红树林类似,很多盐沼生态系统也因人们围垦造田而被严重破坏,周边海岸也就失去沼泽带的保护造成海岸不断被侵蚀的后果。

2. 采挖珊瑚礁

珊瑚礁面临的威胁有自然的因素,也有人为的因素。在人为因素中包括开采石灰质礁体做建筑材料以及因海岸开发建设及港湾疏浚、开辟航道等造成的环境破坏,悬浮物增多引起珊瑚虫窒息,光照减弱影响珊瑚虫共生藻类的光合作用,礁栖生物因生境被破坏而减少栖息空间,珊瑚礁也受沿岸输送来的污染物质(包括颗粒物)的影响。此外,珊瑚礁旅游业的发展加速了生境恶化,岸线和潜水的旅游活动以及商人和游客大量采集各种美丽的礁栖生物标本也造成对珊瑚礁的危害。

3. 港工建设对生境的破坏

在海岸带围海填地、修堤筑坝、疏浚港湾和其他改变岸线结构的工程建设,都可能对沿岸潮间带和浅海生态系统构成巨大压力。首先,这些港工建设可能改变潮流方向,使水流不畅、流速减缓、悬浮物增加、透明度降低以及加速内湾淤积。原来的岸线环境被破坏后影响栖息于其中的生物,那些依靠水流滤食浮游生物的底栖动物首先面临威胁,原来的沙质底可能变成泥质底,群落结构就将发生变化。其次,由于港工建设往往将生境切割、阻断,生物活动空间变小(生境片段化),种群遗传交流受阻,形成不利的边界效应。还有,在入海河流上建造水库将阻断溯河或降海洄游鱼类的洄游通道,同时改变河口区原来的盐度结构,改变原有生物的生存条件。此外,在潮间带沙滩大量挖沙作为建筑材料,不仅直接破坏砂栖底栖生物群落,同时也增加了侵蚀岸线的强度。

(三)污 染

陆地上人类生产、生活的各种各样污染物质最终都汇集到海洋(或经过大气沉降到海洋),海洋有一定的自净能力可以缓解这种污染压力。但是,自 20 世纪 50 年代以后,随着现代工农业的发展、沿海人口剧增和海上活动频繁(包括石油开采和过度的水产养殖),海洋对污染物的负荷大大超过海洋的自净能力。特别是在近岸内湾,污染物的大量积聚使环境大为恶化,很多生物群落遭到灭顶之灾。在近岸内湾,有机质污染导致海区严重的富营养化是很普遍的现象,结果是赤潮现象频繁发生,海洋生物大量死亡,很多海区底部缺氧,产生的 H_2S 使生物无法生存(见第十二章)。海洋污染的范围随时间推移而不断扩大,包括像波罗的海、地中海、黑海这样一些大的海域都受到污染的破坏。黑海曾经以丰富的鱼类资源而闻名于世,但是近几十年来,由于多条河流把上游农田化肥及城市垃圾大量排入,导致海藻和细菌迅速繁殖,在水面形成厚而密集的漂浮层,阳光无法照射到水下,破坏了黑海水体的自然生态平衡。如今,黑海 80% 的水体已经变成动植物无法生存的“死水”,其中部和南部水域的深层水中含有各种有毒物质,“死水”正从下向上逐渐扩展。一些科学家认为,黑海将在 20 年后变成“死海”。我国渤海每年要接纳 40~60 亿 t 的污水,加上它是半封闭的,只有一条较窄的海峡与黄海进行水交换,大量的污染物质(包括有毒物质)长期积累无法扩散出去。据报道,目前渤海有 40% 的区域已经严重污染,全海域呈现严重的富营养化状态。过去,渤海是我国著名的渔业生产基地,如今作为天然海洋渔场的功能已基本丧失。

三、生物入侵

(一)生物入侵的概念

我们已经知道,物种的分布由于地理隔离而形成不同的地理种群,而生物群落是由一些适应于特定自然环境的各物种种群组成的,它们之间业已形成各种种间相互关系,并与环境无机要素相互作用形成相对平衡和稳定的生态系统。虽然自然因素可能引起这些物种组合的变化,但现代人类活动对此起着愈来愈明显的影响。所谓生物入侵(exotics invasion)或称生态入侵、生物污染,是指由人类活动有意或无意引入历史上该区域尚未出现过的物种,从而可能造成入侵地生物群落结构与生态功能的巨大变化。

外来种的引入包括无意的和有意的引入两种情况:

海洋中无意引入的途径主要是通过海上交通、运输的引入,船舶的压舱水是主要渠道。压舱水内可能有数百种活的生物(主要是浮游生物、底栖生物幼虫和孢子体、病原体等),它们可以随海上运输分布到其他海域,成为当地的入侵生物。除了压舱水外,大量附着于船舶底部的各种污染生物也随着船舶航行而转入其他海域。还有一种无意引入的途径是在不同海区间开通运河造成大量的生物入侵。海洋中有意的外来种引入主要是随着海水养殖业的发展,人们有意识地引入新的养殖种类,鱼、虾、贝、藻等都有这类引种例子。

随着海洋开发和贸易运输业的发展,世界各大海区的海洋生物相互引入的事例越来越多。例如,亚洲的桡足类出现在美国太平洋,西北太平洋水母类侵入到黑海、加拿大、美国海域,亚洲的黑龙江河篮蛤(*Potamocorbula amurensis*)现已成为旧金山湾主要的底栖生物,青岛的中华绒螯蟹被法国商船带到西北欧,成为西北欧沿岸海域的优势种,海带原分布于北方的日本,现已南移成为中国亚热带海区的重要养殖种类。据最近报道,原产中美洲的沙筛贝(*Mytilopsis sallei*),经印度、越南传入香港,再传入福建省的厦门和东山,形成优势种,对当地的海洋生态系统造成影响(王建军等 1999)。

生物入侵对当地生物群落和生物多样性的影响可能有以下三种情况:①对入侵地生物群落有明显的不利影响,有时是毁灭性的灾难(引入的外来种改变原有群落的结构、功能、破坏生态系统的相对平衡);②没有明显的影响(外来种不会成为原有群落的优势种或关键种,生态位也不与其他物种重叠);③对入侵地生态系统有积极意义(如上述经深入研究后的海带南移养殖和其他一些用于生物防治目的的引种)。人们应该特别警惕第一种情况,因为外来种一旦入侵成功,将成为威胁生物多样性与生态环境的重要因素之一,而且要彻底根除极为困难。

(二)生物入侵的生态学后果

生物入侵(包括盲目的和有意引入)对当地原有生物群落和生态系统的稳定性可能造成极大威胁,导致群落结构变化、生境退化、生物多样性下降、病害频发甚至导致原有生态系统崩溃的严重后果,这是因为:

①入侵物种比当地物种有更高的种群增殖力。外来种在该种原生地生活时,由于种间竞争、天敌制约等限制,种群的数量不可能无限制增长;被引种到异地后,由于很少受到捕食者、寄生者等的制约,种群可能在入侵地迅速增长,压倒当地群落中的原有种类成为优势种,原先群落的外貌特征及群落性质就

逐渐被改变了。

②生物群落的关键种具有控制群落种类组成、物种多样性等群落结构的功能。由于外来物种经常在竞争中占有优势,因此在入侵地也会将原来群落的关键种排挤掉,从而导致群落组成结构、营养结构的激烈变化。

③外来种间接引起入侵地生物暴发新的病害。外来种在迁移过程中可能携带各种病原体(这是另一类外来有害种),它们本身对这些病原微生物已有一定的抗病能力或免疫力,而入侵地群落中的物种则对这些新的病原体没有任何抵抗力,因此容易暴发新的病害。

④外来物种改变当地生物的遗传多样性。外来物种可能与当地某些物种有较紧密的亲缘关系,当外来种与当地种发生杂交时,当地种原先具有的独特基因型可能消失,从而或降低其种质质量,或使物种分类的界限变得模糊不清。水产增殖过程中的累代繁殖、增殖放流以及遗传工程物种的引入也会导致野生种的种质质量下降。

⑤由于入侵种的迅速蔓延,原有自然生物群落的生境退化或遭到严重破坏,而生境的衰退必定导致物种多样性下降,特别是关键生境(如具有丰富物种多样性的珊瑚礁)的破坏,后果更为严重,因为这些特殊生境一旦被破坏后是很难恢复的。

当生物群落的组成、结构和生境因外来种侵入而被破坏后,原有生态系统的相对平衡状态和稳定性就被打破,导致群落的逆向演替,最终生态系统也就崩溃了。

国内外由于外来种入侵而造成生态灾难的例子很多,我国江苏、福建省部分沿岸于1983年从美国引进互花米草就是明显事例。福建省部分沿岸于1983年从美国引进互花米草(*Spartina alterniflora*),原先设想作为海滩护堤植被和牧草植物移植。由于互花米草在这一新环境中繁殖力极强,短短10多年间,引进的互花米草迅速蔓延,导致滩涂淤积、航道受阻,原来的滩涂养殖生产受到严重破坏,仅闽东沿岸被侵占的滩涂面积就达73万ha以上。与此同时,滩涂原有生物群落中的大多数种类被消灭(东吾洋沿岸滩涂原有海洋生物200多种,现在绝大多数濒临绝迹),潮间带生态系统遭到严重破坏,至今无法遏制这种严重的生态灾难。可见,即使是有意识的引入外来种,如果对引入后可能产生的各种负面生态效应没有深入的调查研究,往往达不到原先预期目的,甚至造成难以挽回的损失。

国外也有很多海域受到外来种强烈影响的报道。例如,原来生活在欧洲里海的条斑贻贝(*Dreissena polymorpha*)于1988年随油轮压舱水到达北美大湖(Great lake)地区,在两年内,伊利湖(Lake Erie)部分水域中小的条斑贻贝

密度竟达 70 万个/m²,本地贻贝的栖息空间几乎全被这种外来种所占领(Stozenburg 1992)。现在底特律、坎伯兰和田纳西河流中已发现这种条斑贻贝,并向南继续扩散。这种外来入侵种能给渔场、水库和船舶造成巨大经济损失,也对它所侵入的生物群落造成破坏。

岛屿是最易受到外来种威胁的一类生态系统,因为岛屿生境是受隔离的、并形成其独特的生物区系,岛屿种通常是在较低竞争、捕食及疾病威胁下演化的。当岛上群落遭到竞争力较强的外来种(包括病原微生物)入侵后,大部分防卫能力差的岛屿种就可能被消灭(Ried & Miller 1989),因此必须特别警惕岛屿遭受生物入侵的威胁。

由于外来物种一旦入侵成功,要彻底根除极为困难,用于控制其危害的防治代价极大,因此已引起国际上的极大关注,2001 年“国际生物多样性日”(5 月 22 日)的主题就被确定为“生物多样性与外来入侵种管理”,说明国际上已将外来物种问题放在优先关注的地位,号召各国提高公众的生物多样性保护意识,制定预防和管理外来生物入侵的有关法律政策。

四、全球气候变化对海洋生物多样性的潜在威胁

全球变化包括全球气候变化、土地利用和覆盖的变化、全球人口增长、大气成分变化、生源物质生物地球化学循环的变化和生物多样性丧失等方面。这些变化既相互独立,又相互影响。海洋和大气是一个系统的两个方面,不断进行热量和气体的交换,这里仅讨论由于人类活动直接影响大气组成并反过来对海洋产生影响的温室效应对海洋生物多样性的潜在威胁。

温室效应对海洋生态系统来说主要是导致海水温度提高和由此引起的海平面上升,同时温室效应引起的全球降水模式的改变也对上述变化产生附加影响。

(一)海洋水温上升的效应

①海洋环流和上升流的改变:温室效应改变了地球表面热量分布类型,导致环流系统的变化。水温升高可能对依靠海流传输热量的格局出现变化,海洋中生物的分布格局也会有很大改变。如北大西洋的洋流模式可能由于水温升高和大量降雨(使淡水增加,海水密度改变)而改变。有人认为,如果大气中 CO₂ 浓度在今后 100 年内达到 $750 \times 10^{-6} \text{ mg/m}^3$ (即目前的两倍),北大西洋环流就可能消失,大范围的生态过程也将随之产生剧烈变化。

海水温度上升将使上升流区的海水垂直稳定度增大,影响底层水涌升,正如厄尔尼诺现象出现的状况。由于向上补充的营养盐减少或消失,上升流区的生产力就下降,并直接影响渔业产量。

②温室效应使北极和南大洋海冰生态系统迅速萎缩,原先永久和临时的冰块以及漂浮在冰块间的冰融水为极地物种提供了合适的栖息地,硅藻在冰块下生长,底层的鱼类吃甲壳动物,海洋哺乳类吃鱼。如果海冰栖息环境大量减少,则海洋中最重要的食物网之一可能出现崩溃。例如,北极海冰融化不利于冰雪下面的藻类生长,而藻类是北极食物链中至关重要的一环,如果它遭到破坏,就会威胁到鱼类、海豹和北极熊的生存。同时,雪丘是北极熊生仔的地方,雪丘融化使北极熊幼体失去生长发育的庇护所。

③很多热带生物与极区生物一样,是在接近于温度最高极限的条件下生存,温度再升高可能将造成它们的死亡。最明显的例子是珊瑚“白化”现象,即与珊瑚虫共生的动黄藻在高温下色素浓度迅速减少。当水温高出 4°C 时,几天内就出现这种漂白现象,珊瑚也会停止生长和繁殖,甚至造成大量死亡。最近20年来,很多珊瑚礁因珊瑚白化而遭破坏就是与厄尔尼诺期间海水温度提高有密切关系。

④温室效应引起气候的变化将使高纬度地区降水增加,河水入海量也随之增加,而低纬度自然河流水量减少,这两种情况对河口区生态系统都有重要影响。例如,入海河水量减少意味着很多河口区营养物质含量下降。同时,热带地区的飓风、台风频率和严重程度都会增加,风暴潮将对珊瑚礁、红树林等沿岸生态系统造成严重损害。

(二)海平面上升

全球气候变化使海水温度上升,水体膨胀,同时也引起更多的冰川融化,二者都会导致海平面上升。在19世纪,全球海平面大约每年升高 $1\sim 2\text{ mm}$,进入20世纪后,升高速率加快,据政府间气候变化专业组(IPCC)估计,现在每年上升速率比过去高出 $3\sim 6$ 倍,到2100年,每年上升速度将超过 $1\sim 2\text{ cm}$ 。

海岸生态系统最易受到海面上升的损害,当海平面以一定速率上升时,肯定会引起海岸生态系统向陆地后退。另一方面,洪水是全球变暖的后果之一,并且沿岸更易受飓风和风暴的侵袭,在洪水和风暴潮袭击下,海岸被侵袭得更厉害。在这种情况下,沿岸湿地的盐沼、红树林、珊瑚礁生境将受严重破坏,并且加剧对海岸的侵蚀。海平面上升,海岸受到侵袭也将改变三角洲沉积速率,盐水对河口湾的入侵也会增加,而且随着海平面上升,潮间带也将上升并变狭

窄,失去潮间带稳定海岸线的作用,当海岸边缘及其保护带消失时,生活于其中的物种也将不存在。据报道,在美国已发现有 80 种处于濒危的生物是生活在海平面上宽度仅 3 m 的狭长带内。海面上升最终可能淹没或部分淹没一些岛屿,消灭其中大部分物种。

虽然大多数科学家认为温室效应对陆地、海洋以及人类有极大的潜在危险,但也有少数科学家对此持否定意见,有的认为全球变暖并非人类活动所致,而是太阳的影响;有的认为气温上升不会导致海平面升高;还有的认为全球气温并不会出现持续升高的趋势。不过,所有科学家都认为应合理利用矿物燃料,同时多种树、少砍树,避免人为因素可能造成的全球(或局部)的环境变化。

第三节 保护海洋生物多样性的原则与途径

海洋生物多样性对人类的生存与持续发展有极为重要的意义,但海洋已受到人类活动的严重破坏,生物多样性丧失、资源衰退、生态环境退化。因此,如何保护海洋、综合整治与恢复已退化的海洋生态系统是摆在人类面前极为紧迫的重要任务。

一、保护现存海洋生物多样性

(一)树立正确的生态观,停止继续损害海洋生物多样性的行为

与陆地一样,海洋生物多样性面临的主要威胁来自人类本身。因此,人类在处理人与自然的关系时必须树立正确的生态观,其中最主要的有:①明确人类是自然界生物的一个成员,而不要把自己看成是可以驾驭自然的主人,学会与自然协调相处;如果对自然强取豪夺将受到自然规律的惩罚,甚至丧失自己生存发展的基础;②树立生态系统的整体观,认识生物之间以及生物与环境之间是相互依存、相互作用的统一整体,正如博弈中举一子而动全局,对任何一个生态环境的破坏或对任一种生物的过度利用都有可能影响整个生态系统的结构与功能;③树立可持续发展的观点,即对环境与资源的利用既要考虑满足现代人的需求,又不损害后代人满足需求的能力,使子孙后代可以安居乐业、永续发展。

其次,必须采取有效措施制止海洋生物多样性继续受到人类活动的损害,

包括:①禁止继续过度捕捞海产品和不合理的捕捞方法,使渔业资源能够持续利用;②禁止不合理的海洋开发活动,避免海洋环境(特别是沿岸环境)继续恶化;③严格控制污染物的入海量,按照海洋自净能力接受陆地的各种污染物质;④防止过度养殖、优化养殖水域生态系统;⑤对引种持慎重态度和防止无意引种对当地物种的危害;⑥控制养殖种群的扩散,预防物种遗传多样性的丧失;⑦严格按照旅游资源负载能力,合理发展旅游业。

(二)建立自然保护区

1. 什么叫海洋自然保护区

海洋自然保护区(marine nature reserve)就是指以保护海洋为目的,在海域、岛屿和海岸带对选择的保护对象,依法划出一定的面积予以特殊保护和管理的区域。建立海洋自然保护区是保护海洋生物多样性的一项重要措施。

20世纪60年代以来,世界很多滨海国家为加强保护海洋环境和自然资源,特别是为了拯救特有、稀有和濒危的海洋生物物种,保护典型的海洋自然生态环境(包括特殊的景观遗迹),先后建立相当数量的海洋自然保护区。例如,建于1975年的澳大利亚大堡礁海洋公园,总面积达35万 km^2 ,包括澳大利亚东北海岸外大陆架的2600个暗礁、浅滩、岛屿及其他地理构造,是世界上最好的也是最大的海洋自然保护区。公园内有400种不同类型的硬、软珊瑚,近4000种软体动物,上万种海绵、蠕虫、甲壳类和棘皮动物,还有鲸和海豚也经常出没在此海区。公园还是6种海龟和儒艮,240多种鸟类在园内岛上筑巢垒窝。据认为,澳大利亚大堡礁海洋公园是地球上具有世界意义的自然地貌。

2. 建立海洋自然保护区的意义

保护生物多样性的最佳途径是保护自然群落及其生境,在这种自然条件下,才可能使种群有足够多的数量以避免出现遗传漂变。同时在自然生态系统中物种可以与其他物种及其环境相互作用连续其进化过程,以适应不断变化的环境。建立自然保护区就是一种动态的就地保护(in situ preservation)措施。因此,建立海洋自然保护区,对保护海洋生物多样性具有重大的战略意义:

①海洋自然保护区既能较完整地为人类保存一部分有代表性的海洋生态系统的天然“本底”,成为活的自然博物馆,也可为以后评价人类活动的结果提供比照标准。

②海洋自然保护区是野生生物种的天然贮存库,能为大量物种提供栖息、生存和保持进化过程的良好条件,有效地保护生物物种多样性,尤其是保护珍稀、濒危的物种,以便人类可以持续利用。

③海洋自然保护区能减少或消除人为的不利影响,使已受人类干扰,但干扰程度不严重的典型海洋环境得以恢复和发展,达到改善海洋环境和维持生态相对平衡的目的。

④海洋自然保护区可保护自然历史遗迹和风景名胜等,使其免遭破坏,对促进科学研究、文化教育和旅游事业的发展有重要意义。

3. 我国海洋自然保护区的建设

我国在 1963 年建立了第一个与海洋有关的自然保护区——渤海蛇岛自然保护区,在此之后,又陆续建立了一批国家级的海洋自然保护区。据黄宗国、刘文华最新统计,目前我国已建立 22 个国家级海洋自然保护区,此外还有一批地方级海洋自然保护区,包括物种保护区、生态系统保护区、自然遗迹保护区和水产资源保护区 4 种类型(表 13.3、13.4)。

表 13.3 中国国家级海洋自然保护区

序号	名 称	区 域	面积/ha	保 护 对 象	建立时间
1	鸭绿江口湿地	辽宁东港市	108 100	滩涂湿地生态系统及水禽候鸟	1997.8.12
2	蛇岛-老铁山岛屿	大连市	17 073	蛇岛蝮蛇及其生境、候鸟	1980.8.6
3	大连斑海豹	大连市	909 000	斑海豹及其生境	1997.12.8
4	辽东湾湿地	盘锦市	80 000	湿地生态系及鸟、斑海豹	1988.5.9
5	黄金海岸	河北昌黎县	30 000	自然景观及海域生态系	1990.9.30
6	古海岸与湿地	天津市	21 180	古海岸遗迹及湿地生态系	1992.10.27
7	黄河三角洲湿地	山东东营市	153 000	湿地生态系及珍禽	1992.10.27
8	庙岛海洋生态	长岛县	5250	海岛生态系及候鸟	1988.5.9
9	荣成天鹅	荣成市	6700	大天鹅等珍禽及生境	1984.1.1
10	盐城湿地	江苏盐城市	453 000	丹顶鹤等珍禽及湿地	1992.10.27
11	南麂列岛生态	浙江平阳县	20 160	岛屿及海域生态系	1990.9.30
12	深沪海底古森林	福建晋江市	3100	海底古森林	1992.10.27
13	厦门海洋珍稀物种	厦门市	2550	中华白海豚、黄嘴白鹭、文昌鱼	2000.4.4
14	惠东港口海龟	广东惠东县	400	海龟产卵	1992.10.27
15	内伶仃-福田红树林	深圳市	782	猕猴、鸟类、红树林	1988.5.9
16	湛江红树林	廉江县	19 000	红树林	1997.12.8
17	合浦儒艮	广西合浦县	35 000	儒艮	1992.10.27
18	山口红树林	合浦县	8000	红树林	1990.9.30
19	北仑河口红树林	防城城市	11 900	红树林	2000.4.4
20	东寨港红树林	海南琼山市	3337	红树林	1986.7.9
21	大洲岛金丝燕	万宁市	7000	金丝燕及海域生态系统	1990.9.30
22	三亚珊瑚礁	三亚市	4000	珊瑚礁	1990.9.30

表 13.4 中国海洋自然保护区的类型和数量

类 型		个 数	总 面 积/ha
物 种		15	1 464 748
生 态 系 统	小海岛	3	29 419
	珊瑚礁	6	43 581
	红树林	13	49 260
	湿 地	4	346 000
	海岸景观	1	3000
自然遗迹		3	26 880
水产资源		16	2 613 688

总的看来,我国海洋自然保护区的建设状况(在数量、类型、分布及管理等方面)与我国具有广阔的海域、独特的海洋自然条件和丰富多彩的海洋生物多样性以及我国海洋开发利用的现状相比,还是有相当大的差距。为了缩短这种差距,国家正在加速海洋自然保护区的建设规划。

(三)易地保护

对于许多稀有物种或因遭到过度开发、病害、生境被破坏或外来种入侵等人类严重干扰而处于濒危状态的物种,就地保护往往不是一种切实可行的措施。在这种情况下,保护物种免于灭绝的惟一方法是将这些稀有种或濒危种转移到受控制的人工条件下(如动物园、水族馆等)加以保护,以避免在野外迅速灭绝,这种保护策略称为易地保护(off-site preservation),是一种静态型保护。

异地保护可以为被保护对象提供比自然野生条件下更为适宜的生存条件;可以为科研人员提供较方便的生物学研究条件;还可以采取较有效的繁殖措施(如人工授精)以维持物种持续存在,最后还便于对群众进行保护生物多样性的教育。但是,易地保护也存在严重不足之处,首先是易地保护的空间(如水族馆)不可能很大,保护对象的数量受到限制,种群容易产生遗传漂变。例如,很多濒危海洋动物(哺乳类、鱼类等)属大型个体,水族馆很难提供足够大的水体以维持最低有效种群数量。与此相关的是,易地保护对象只代表物种基因库的一个有限部分(采集地的局限)。其次,经过许多世代的人工饲养后,保护对象的食性、习性都会改变,并逐渐丧失它们在自然环境条件下的生存能力。最后,易地保护需要很大的资金投入也是限制易地保护的一个现实问题。尽管有这些局限性,但是在不可能就地保护的情况下,易地保护往往是

惟一选择。

在实践中,从事易地保护的工作者摸索了一些有利于发挥保护作用的实践经验。例如,为了保护濒危的长江白鲟,我国科学家已经在河道“U”形弯曲的河中成立养护繁育中心,它是介于野生和人造条件之间的生境。这种保护方式也可作为饲养海洋哺乳动物和鱼类提供借鉴。另外,在一定时间内适当收集保护对象的野生个体补充或部分更替易地保护的原有个体或让它们进行杂交,也有利于维持保护对象的种质质量。

近年来国内外已发展一种“离体保护”的方法来保存物种有机体的一部分组成,即利用低温保存如细胞、卵子、精液、胚胎或其他繁殖体等,并通过建立现代化的离体保存基因库保护遗传基因。离体保护除了作为生物种质资源的保护外,也可从微观上研究导致生物种质衰退的各种因素。

二、退化生态系统和恢复生态学

(一)退化生态系统及其特征

退化生态系统(degraded ecosystem)或称受损生态系统(damaged ecosystem)是指在自然因素、人为因素或二者的共同干扰下,导致生态系统要素和生态系统整体发生的不利于生物和人类生存的量变和质变,具体表现为生态系统的基本结构和固有功能的破坏或丧失,生物多样性和生产力下降,系统的稳定性和抗逆能力减弱甚至丧失(章家恩、徐淇 1999)。

造成生态系统退化的原因是多方面的,可归纳为自然的干扰和人类的干扰两大类。自然的干扰包括全球环境变化(大气环境、洋流的变化)或区域性的气候变化和局部自然灾害(如火山爆发、地震等)。人为因素主要包括工农业生产、城市化、商业、旅游、战争等一系列活动或过程。应当指出,一些剧变或突发性的自然干扰往往会导致生态系统的彻底毁坏,但是人类正以前所未有的规模和强度影响环境、损害和改变自然生态系统,使全球生命支持系统的持续性遭到严重破坏,导致原先健康的或一些本来就十分脆弱的生态系统受损、退化。这种损害往往是积累性的、叠加的,因此人为因素干扰的范围更广,对生态系统的危害更大,恢复的难度也更大。实际上,当今生物圈许多生态系统的退化主要是人类活动的结果。在海洋方面,人类活动最频繁的盐沼、红树林、珊瑚礁、河口内湾和某些浅海区等生态系统大多数处于不同程度的退化状态。例如,河口内湾原来就有来自河流或沿岸带来的污染物质,可以通过其物理、化学和生物的净化过程加以消除。但是,如果过度发展围垦和网箱水产养

殖业,就可能造成大量的有机物积累,加上沿海工业发展和人口急剧膨胀,各种工业废物和生活污水未经任何处理就倾泻入海,就会大大超过海区的自净能力。此外,一些港口建设也破坏了原来的潮流方向和流速,降低其物理净化能力,加速颗粒物质沉积。如果这些人为干扰持续下去,河口内湾的水质将不断恶化,底质也会从氧化态转变为还原态(还原层加厚),导致耐污能力差的浮游生物和底栖生物大量死亡,游泳动物因环境恶化和缺乏食物而离开,动物产生的卵孵化率下降或不能孵化,生物多样性下降,耐污能力强或厌氧性的生物大量增殖。与此同时,生产力和生物量也不断下降,原先的食物网结构也被破坏了,能流、物流渠道受阻,其原先的生态功能(高生产力和一定的自净能力)也就逐渐衰退,生态系统异养演替过程超过自养演替过程。

由此可见,退化生态系统的特征从其群落的组成、结构和功能的变化表现出来,或者说可以根据生态系统中的群落结构和功能以及引起环境特征的变化程度来判断生态系统受损的程度。当生态系统不断受到外界的干扰,并且这些干扰超过其本身的调节能力时,群落结构趋于简单化,相应的功能也不断衰退,生产力下降,正常的能流、物流渠道被阻断,系统的稳定性不断减弱,生态系不断朝着异养演替方向发展。同时,外界干扰的类型、强度在很大程度上决定着生态系统退化的进程和受损的程度。

(二)受损生态系统的恢复

1. 恢复生态学

当自然生态系统的健康或它的完整性受到损害后,将对人类生存造成极大的潜在灾难,因此,恢复(或重建)受损生态系统是摆在我们面前的迫切任务。新近发展起来的一门新兴学科——恢复生态学(restoration ecology),它是以生态学原理为基础,恢复受损生态系统到接近于受干扰前的自然状况的技术方法和管理措施。因此,恢复生态学既是理论科学,又是应用科学,在一定意义上说,它又是一门生态工程学(ecological engineering)或生物技术学(biotechnology)(陈昌笃 1993)。

2. 恢复退化生态系统的生态学原则与目标

退化或受损生态系统的恢复原则有生态学原则、社会经济技术原则和美学原则等。其中生态学原则最为重要,生态学原则包括生态演替原则、食物链食物网原则、物质循环与转化原则、生物相互作用原则以及生物多样性原则等。总之,必须从受损生态系统结构、功能的恢复作为基本出发点(尽管系统

的结构、组分可能与原先状态有不同),这样恢复后的生态系统才能持续地存在与发展。

受损生态系统恢复的目标是部分或全部恢复其原有基本的生态功能作用。例如,红树林沼泽的主要生态功能包括提供红树林区鱼、贝、虾、蟹等各种海洋生物(还包括一些陆生动物)的栖息场所和食物以及沿岸浅海区各种食碎屑者的食物;保护红树林海岸;减轻沿海污染的作用等。上述这些生态功能就是恢复已遭破坏的红树林生态系统的目标。

3. 恢复受损生态系统的基本途径

根据生态系统受损的程度,其恢复(或重建)有两种基本途径(图 13.3):

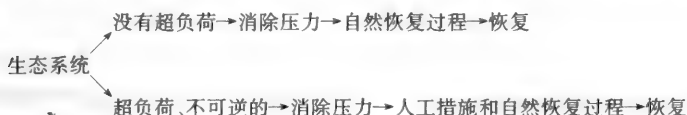


图 13.3 受损生态系统恢复的两种模式(转引自蔡晓明 2000)

恢复受损的生态系统的基本步骤包括:

①确定生态系统退化的原因。人类活动对不同生态系统的主要干扰方式不尽相同,例如,对于多数近岸内湾,污染(特别是有机质污染)是其主要压力,红树林生态系统主要是受乱砍滥伐的压力,珊瑚礁则既受污染又受盲目开发利用的压力,有些浅海底则主要受底拖网的破坏。确定生态系统受损的主要原因应是修复工程首先要明确的问题。

②确定生态系统受破坏的程度。生态系统受损的程度是制定恢复措施的重要依据,当生态系统仅受轻微破坏的情况下,停止人类干扰后其内部有向原先正常状态转变的动力,可以自我恢复,而人为附加的修复则能进一步缩短恢复所经历的时间。

③制定恢复方案。在以上两项工作的基础上,制定恢复方案,包括确定恢复的目标、生态工程的具体项目、技术关键、可行性论证(有关技术、资金的保证、风险预测等)和具体实施方案。

④实地试验。方案经批准后即可进行实地试验,并在实施恢复方案的过程中定期现场调查研究其恢复的效果,如有必要,可对部分内容作适当修改。

⑤恢复后的监测与效果评价以及建立管理措施。

本章提要

1. 生物多样性包括物种多样性、遗传多样性和生态系统多样性三个基本层次。物种多样性是生态系统的基本组分,也是基因和染色体的载体,基因多样性是保存物种繁衍和生物对环境适应性的重要内在机制,生态系统多样性是保存物种多样性和遗传多样性的基本条件。

2. 海洋生物多样性不仅为人类提供 20% 左右的动物蛋白质,同时提供各种医药来源(有很大的发展潜力)和工业原料来源,同时还具有保护人类生存环境(包括调节大气 CO_2 含量)的功能。生物多样性是人类赖以生存的基本条件。

3. 海洋生物多样性面临人类干扰的严重威胁,主要表现为对海洋生物资源的过度利用、人为破坏和改变沿岸自然环境、各种海洋污染、盲目的引种(生物入侵)等,全球气候变化(如温室效应及可能导致的海平面上升)也与人类活动有关。人为干扰往往是积累性的,而且干扰的范围更广,治理难度更大。

4. 保护海洋生物多样性首先应当树立正确的生态观、停止继续损害海洋生物多样性的行为;建立各类海洋自然保护区对保护海洋生物多样性具有重大战略意义,对处于濒危状态的物种应采取易地保护(包括离体保护)的相应措施。

5. 退化生态系统的特征主要从结构和功能上表现出来:物种多样性下降、生物群落结构趋于简单化,相应地其功能不断衰退,生产力下降,正常的能流物流渠道被阻断,系统的稳定性和抗逆性不断减弱,生态系统朝着异养演替方向发展。

6. 恢复生态学是以生态学原理为基础,研究恢复受损生态系统到接近于受干扰前的自然状况的技术和管理的一门新兴学科。因此,恢复生态学既是理论科学、又是应用科学,在一定意义上说,它又是一门生态工程学。

7. 生态学原则是恢复已受损生态系统的最重要的原则,包括生态演替原则、食物链食物网原则、物质循环与转化原则、生物相互作用原则以及生物多样性原则。受损生态系统恢复的目标是部分或全部恢复其原有的生态功能作用。

8. 受损生态系统恢复的基本步骤包括确定生态系统受损的原因、确定生态系统受损的程度、制定恢复方案、现场试验以及恢复后的监测与评价和建立管理措施。

9. 概念与术语:生物多样性(biodiversity),生态综合体(ecological complex),物种多样性(species diversity),基因多样性(gene diversity),等位基因(allele),基因型(genotype),个体表现型(phenotype),基因重组(gene recombination),生态系统多样性(ecosystem diversity),生物入侵(exotics invasion),海洋自然保护区(marine nature reserve),就地保护(in situ preservation),易地保护(off-site preservation),退化生态系统(degraded ecosystem),恢复生态学(restoration ecology)

思考题

1. 说明生物多样性概念包含的基本层次和它们之间的相互关系。
2. 简要说明海洋生物多样性对人类生存有什么重要意义。
3. 举例说明人类对海洋生物多样性造成的严重干扰和破坏。
4. 为什么说盲目的引种(生物入侵)会造成引入地区原有生态系统的严重破坏?
5. 保护海洋生物多样性有哪些基本措施?
6. 退化的生态系统有哪些特征? 举例说明之。
7. 扼要说明退化生态系统的恢复原则和目标。

参考文献

- 蔡平等. 2001. 南沙海域基于 $^{234}\text{Th}/^{238}\text{U}$ 不平衡的颗粒态有机碳输出通量及其时间演化. 科学通报, 48(9): 762~766
- 蔡晓明, 尚玉昌. 1995. 普通生态学(下). 北京: 北京大学出版社
- 蔡晓明. 2000. 生态系统生态学. 北京: 科学出版社
- 陈昌笃. 1993. 持续发展与生态学. 北京: 中国科学技术出版社
- 陈敏等. 1996a. 南沙海域上层水体中 ^{234}Th 的清除. 见: 中国科学院南沙综合科学考察队. 南沙群岛海域的同位素海洋化学. 北京: 海洋出版社. 123~133
- 陈敏等. 1996b. 应用 $^{234}\text{Th}/^{238}\text{U}$ 不平衡估算南沙海域的新生产力. 见: 中国科学院南沙综合科学考察队. 南沙群岛海域的同位素海洋化学. 北京: 海洋出版社. 145~153
- 陈清潮等. 1980. 南黄海和东海浮游生物群落的初步探讨. 海洋学报, 2(2): 149~150
- 陈清潮. 1997. 中国海洋生物多样性的现状和展望. 生物多样性, 5(2): 142~146
- 陈亚瞿, 徐兆礼. 2000. 东海浮游动物生物量与主要种类生态学. 见: 唐启升, 苏纪兰等. 中国海洋生态系统动力学研究 I: 关键种科学问题与研究发展战略. 北京: 科学出版社. 80~87
- 邓景耀等. 1988. 渤海鱼类的食物关系. 海洋水产研究, 9: 151~171
- 邓景耀, 赵传纲等. 1991. 海洋渔业生物学. 北京: 农业出版社
- 国家自然科学基金委员会. 1997. 自然科学学科发展战略调研报告: 生态学. 北京: 科学出版社
- 洪华生等. 1991. 闽南-台湾浅滩渔场上升流区生态系研究. 北京: 科学出版社
- 胡建宇. 1995. 物理海洋学基础教程. 厦门: 厦门大学出版社
- 华东师范大学等. 1982. 动物生态学(上, 下). 北京: 人民教育出版社
- 黄凌风, 李少菁. 2000. 海洋底栖甲藻研究-国际有害藻华研究的一个重要领域. 海洋科学, 24(11): 13~15
- 黄奕普等. 1996a. 南沙群岛邻近海域水体中铀同位素的研究. 见: 中国科学院南沙综合科学考察队. 南沙群岛海域的同位素海洋化学. 北京: 海洋出版社. 102~122
- 黄奕普等. 1996b. 南沙海域冬季真光层层化结构及输出生产力的研究. 见: 中国科学院南沙综合科学考察队. 南沙群岛海域的同位素海洋化学. 北京: 海洋出版社. 134~144
- 黄宗国. 1994. 中国海洋生物种类与分布. 北京: 海洋出版社
- 黄宗国, 蔡如星. 1984. 海洋污损生物及其防除(上). 北京: 海洋出版社
- 蒋林等. 1997. 海洋二甲基硫的生物生产与降解. 北京大学学报(自然科学版), 33(2): 240~245
- 焦念志, 王荣. 1993. 海洋初级生产力结构. 海洋与湖沼, 24(4): 340~344
- 焦念志等. 1995. 海洋浮游生物氮吸收动力学及其粒级特征. 海洋与湖沼, 26(2): 191~198
- 焦念志等. 1998. 东海春季初级生产力与新生产力的研究. 海洋与湖沼, 29(2): 135~139
- 金德祥等. 1965. 中国海洋浮游硅藻类. 上海: 上海科学技术出版社
- 李博等. 2000. 生态学. 北京: 北京高等教育出版社
- 李少菁, 陈钢. 2000. 台湾海峡浮游动物生态学. 见: 唐启升, 苏纪兰等. 中国海洋生态系统动力学研

- 究Ⅰ:关键种科学问题与研究发展战略.北京:科学出版社.87~97
- 李松,郑榕.1991.闽南-台湾浅滩上升流区浮游动物产量.见:洪华生主编.闽南-台湾浅滩上升流区生态系研究.北京:科学出版社.346~355
- 林斌等.1994.对虾养殖池富营养化程度的初步研究.厦门大学学报(自然科学版),33(6):863~867
- 林鹏.1984.红树林.北京:海洋出版社
- 林鹏.1990.红树林研究论文集.厦门:厦门大学出版社
- 罗秉征等.1983.东海北部带鱼性成熟的研究Ⅰ:雌鱼的成熟过程与特性.海洋与湖沼,14(1):59~68
- 罗秉征.1991.带鱼.见:邓景耀,赵传纲等著.海洋渔业生物学.北京:农业出版社.111~163
- 马世俊,王如松.1984.社会-经济-自然复合生态系统.生态学报,4(1):1~9
- 宁修仁.1997a.海洋微型和超微型浮游生物.东海海洋,15(3):60~64
- 宁修仁.1997b.微型生物食物环.东海海洋,15(1):66~68
- 宁修仁等.1995.渤、黄、东海初级生产力和潜在渔业生产量的评估.海洋学报,17(3):72~84
- 尚玉昌,蔡晓明.1992.普通生态学(上).北京:北京大学出版社
- 邵广昭.1998.海洋生态学.台北:明文书局
- 沈国英等.1992.对虾养殖早期虾池初级生产力及其作用的调查研究.厦门大学学报(自然科学版),31(2):188~193
- 沈国英等.1996.厦门市潘涂养虾塘一次隐藻赤潮的调查.见:第二届全国人工养殖对虾病害防治和环境管理学术研讨会.第二届全国人工养殖对虾病害防治和环境管理学术研讨会论文集.青岛:青岛海洋大学出版社.135~140
- 宋金明.1997.中国近海沉积物-海水界面化学.北京:海洋出版社
- 苏纪兰,秦蕴珊.2000.当代海洋科学前沿.北京:学苑出版社
- 孙儒泳.1992.动物生态学原理.北京:北京师范大学出版社
- 唐启升.1999.海洋食物网与高营养层次营养动力学研究策略.海洋水产研究,20(2):1~6
- 唐启升,苏纪兰等.2000.中国海洋生态系统动力学研究Ⅰ:关键科学问题与研究发展战略.北京:科学出版社
- 王建军等.1999.厦门和东山外来物种沙筛贝的种群动态和结构.台湾海峡,18(4):372~377
- 王军,丘书院.1991.闽南-台湾浅滩渔场金色小沙丁鱼的食性.见:洪华生主编.闽南-台湾浅滩渔场上升流区生态系研究.北京:科学出版社.632~637
- 王荣.1992.海洋生物泵与全球变化.海洋科学,15(1):18~21
- 王荣.2000.粒径谱和生物量谱.见:苏纪兰,秦蕴珊主编.当代海洋科学学科前沿.北京:学苑出版社.282~286
- 王荣等.1988.太平洋表层水某些生物海洋学要素和颗粒谱的分布规律研究.海洋与湖沼,19(6):505~517
- 吴启泉等.1985.台湾海峡西部海域底栖生物生态研究Ⅰ:厦门港底栖动物群落分析.海洋学报,7(3):378~387
- 夏伟生.1984.人类生态学初探.兰州:甘肃人民出版社
- 徐兆礼,陈亚瞿等.1989.东黄海秋季浮游动物优势种聚集强度与鲱鲐渔场的关系.生态学杂志,8(4):13~15
- 徐兆礼等.1999.长江口浮游动物生态研究.中国水产科学,6(5):15~19
- 杨纪明等.1998.一个海洋食物链能流的初步研究.应用生态学报,9(5):517~519

- 杨圣云等. 2001. 海洋动植物引种与海洋生态保护. 台湾海峡, 20(2): 259~265
- 余作岳, 彭少麟. 1996. 热带亚热带退化生态系统植被恢复生态学研究. 广州: 广东科学技术出版社
- 曾呈奎. 1996. 我国水产养殖事业的发展和今后的努力方向. 生物工程进展, 16(6): 5~8
- 张其永等. 1981. 闽南-台湾浅滩渔场鱼类食物网的研究. 海洋学报, 3(2): 275~290
- 张水浸等. 1994. 赤潮及其防治对策. 北京: 海洋出版社
- 张志南. 2000. 应用生物扰动系统(AFS)研究双壳类生物沉降作用. 青岛海洋大学学报, 30(2): 270~276
- 章家恩, 徐淇. 1999. 恢复生态学研究的一些基本问题探讨. 应用生态学报, 10(1): 109~113
- 郑重等. 1984. 海洋浮游生物学. 北京: 海洋出版社
- 周宇等. 2000. 生物沉降与再悬浮作用. 见: 唐启升, 苏纪兰等著. 中国海洋生态系统动力学研究 I: 关键科学问题与研究发展战略. 北京: 科学出版社. 190~195
- 朱小明, 沈国英. 1997. 厦门港小型浮游生物对可溶性活性磷(SRP)吸收和再生通量的季节变化. 厦门大学学报(自然科学版), 36(1): 145~152
- 朱小明, 沈国英. 1998a. 厦门港浮游生物对可溶性活性磷(SRP)吸收动力学的研究. 厦门大学学报(自然科学版), 37(1): 125~131
- 朱小明, 沈国英. 1998b. 厦门港小型浮游生物对可溶性活性磷的吸收和再生通量. 台湾海峡, 17(1): 76~87
- 邹景忠等. 1983. 渤海湾富营养化和赤潮问题的初步探讨. 海洋环境科学, 2(2): 41~54
- 邹景忠等. 1999. 赤潮科学研究. 海洋环境保护科学. 青岛: 青岛出版社
- 安達六郎. 1973. 赤潮の規定. 昭和 48 年度日本海洋学会秋季大会讲演旨集
- 飯塚昭二. 1980. 赤潮生物の生态学的特性. 见: 日本水产学会编. 水产学シリーズ34 赤潮——发生机构と対策. 东京: 恒星社厚生阁. 38~49
- 岡市友利. 1997. 赤潮の科学(第2版). 东京: 恒星社厚生阁
- 高橋正征, 古谷研, 石丸隆. 1996. 生物海洋学 3: 動物プランクトン/生物サイクル. 东京: 东海大学出版社
- 日本水产学会. 1986. 水圏の富营养化と水产増养殖. 韩文书, 鲁守范译. 北京: 农业出版社
- 山本護太郎. 1981. 海洋生态系. 赵焕登, 孙修勤译. 北京: 海洋出版社
- Allredge A, Silver M W. 1988. Characteristics dynamics and significance of marine snow. Prog Oceanogr, 20: 41~82
- Allendorf F W, Leary R F. 1986. Heterozygosity and fitness in natural populations of animals. In: Soule E D, ed. Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity. Sinauer Associates Sunderland MA, 57~76
- Anderson P, Sorensen H M. 1986. Population dynamics and trophic coupling in pelagic microorganisms in eutrophic coastal waters. Mar Ecol Prog Ser, 33: 99~109
- Baird D, Milne H. 1981. Energy flow in the Ythan estuary Aberdeenshire Scotland. Estuar Coast Shelf Sci, 13: 455~472
- Barnes R S K, Hughes R N. 1982. An Introduction to Marine Ecology. London: Blackwell Scientific Publication
- Begon M, Mortimer M. 1981. Population Ecology: A Unifield Study of Animals and Plants. Blackwell Sci Pub

- Begon M J, et al. 1986. Ecology: Individuals Population and Communities. Blackwell Scientific Pub
- Berger W H, et al. 1989. Productivity of the Ocean: Present and Past. New York: John Wiley & Sons Ltd
- Bienfang P K, Ziemann D A, 1992. The role of coastal high latitude ecosystems in global export production. In: Falkowski P G, Woodhead A D, eds. Primary Productivity and Biogeochemical Cycle in the Sea. New York: Plenum Press, 285~297
- Boudreau P B, Dickie L M. 1992. Biomass spectra of aquatic ecosystems in relation to fishiers yield. Can J Fish Aquat Sci, 49: 1308~1317
- Bougis P. 1976. Marine Plankton Ecology. New York: Elsevier Pub Co
- Branch G M. 1975. Intraspecific competition in *Patella cochlear* Born. J Anim Eco, 44: 263~281
- Brown A C, McLachlan A. 1990. Ecology of Sandy Shores. the Netherlands: Elsevier Science Publishers B V
- Buesseler K O, et al. 1992. Carbon and nitrogen export during the JGOFS North Atlantic Bloom Experiment estimated from ^{234}Th : ^{238}U disequilibria. Deep-Sea Research, 39: 1115~1137
- Buesseler K O, et al. 1994. A three dimensional time-dependent approach to calibrating sediment trap flux. Global Biogeochem Cycles, 8(2): 179~193
- Butler E I. 1970. On the nutrition and metabolism of zooplankton VII. Seasonal survey on nitrogen and phosphorus excretion by *Calanus* in the Clyde sea area. J Mar Biol Ass Uk, 50: 525~560
- Cai Pinghe, et al. 2001. New production in the South China Sea: A coupled ^{228}Ra -nitrate approach. Science in China, 44(11): in press
- Campbell L, et al. 1997. Annual variability of phytoplankton and bacteria in the subtropical north Pacific ocean at station ALOHA during the 1991~1994 ENSO event. Deep-Sea Res, 44(2): 167~191
- Caron D A, et al. 1985. Nutrient cycling in a microflagellate food chain: 2. Population dynamics and carbon cycling. Mar Ecol Prog Ser, 24: 243~254
- Caron D A, et al. 1991. Grazing and utilization of chroococcoid cyanobacteria and heterotrophic bacteria by protozoa in laboratory cultures and a coastal plankton community. Mar Ecol Prog Ser, 76: 205~217
- Chapman R N. 1928. The quantitative analysis of environmental factors. Ecology, 9: 111~122
- Chapman V J. 1977. Wet Coastal Ecosystems. New York: Elsevier Scientific Pub Co
- Chavez F P, Barber R T. 1987. An estimate of new production in the equatorial Pacific. Deep-Sea Res, 34: 1229~1243
- Chisholm S W. 1992. Phytoplankton size. In: Falkowski P G, Woodhead A D, eds. Primary Productivity and Biogeochemical Cycle in the Sea. New York: Plenum Press, 213~237
- Christensen V, Pauly D. 1998. Changes in models of aquatic ecosystems approaching carrying capacity. Ecological Applications, 8: 104~109
- Clarke G L. 1954. Elements of Ecology. New York: John Wiley & Sons
- Cohen J E, et al. 1986. Community Food Webs: Data and Theory. New York: Springer-Verlag
- Cole J J, et al. 1988. Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: a cross-system overview. Mar Ecol Prog Ser, 43: 1~10
- Connel J H. 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. Ecology, 42: 710~723
- Connell J H. 1970. A predator-prey system in the marine intertidal region. I. *Balanus glandula* and several predatory species of *Thais*. Ecol. Monogr, 40: 49~78

- Cronin T M, Raymo M E. 1997. Orbital forcing of deep-sea Benthic species diversity. *Nature*, 385: 624~627
- Cullen J J. 1992. Nutrient limitation of marine photosynthesis. In: Falkowski P G, Woodhead A D, eds. *Primary Productivity and Biogeochemical Cycle in the Sea*. New York: Plenum Press, 69~88
- Cushing D H. 1971. Upwelling and production of fish. *Advances in Marine Biology*, 9: 255~334
- Cushing D H. 1975. *Marine Ecology and Fisheries*. Cambridge: Cambridge University Press
- Cushing D H, Walsh J J. 1976. *The Ecology of the Seas*. London: Blackwell Scientific Publication
- Dacey J W H, Wakeham S G. 1986. Oceanic dimethylsulfide: production during zooplankton grazing. *Science*, 233: 1314~1316
- Davis P G, Sieburth J McN. 1984. Estuarine and oceanic microflagellate predation of actively growing bacteria: estimation by frequency of dividing~divided bacteria. *Mar Ecol Prog Ser*, 19: 237~246
- Dietrich G. 1963. *General Oceanography*. New York: Interscience
- Dugdale R C, Goering J J. 1967. Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. *Limnol Oceanogr*, 12: 196~206
- Dugdale R C, et al. 1990. Realization of new production in coastal upwelling area: a means to compare relative performance. *Limnol Oceanogr*, 35(4): 822~829
- Dugdale R C, Wilkerson F. 1992. Nutrient limitation of new production in the sea. In: Falkowski P G, Woodhead A D, eds. *Primary Productivity and Biogeochemical Cycle in the Sea*. New York: Plenum Press, 107~122
- Dunbar M J. 1979. *Marine Production Mechanisms*. Cambridge: Cambridge University Press
- Ehrlich P R, Roughgarden J. 1987. *The Science of Ecology*. New York: Macmillan NY
- Elton C. 1966. *The Pattern of Animal Communities*. Methuen London
- Emmel T C. 1976. *Population Biology*. New York: Harper & Row
- Eppley R W, et al. 1968. Some observations on the vertical migration of dinoflagellates. *J Phycol*, 4: 333~340
- Eppley R W, Peterson B J. 1979. Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean. *Nature*, 283: 677~680
- Eppley R W. 1989. New production: history methods and problem. In: Berger W H, et al. eds. *Production of the Ocean: Present and Past*. New York: John Wiley & Sons Limited, 85~97
- Estes J A, et al. 1989. The ecology of extinctions in kelp forest communities. *Conservation Biology*, 3: 252~264
- Falkowski P G, Woodhead A D. 1992. *Primary Production and Biogeochemical Cycles in the Sea*. Plenum Press
- Fenchel T. 1969. The ecology of marine microbenthos VI: structure and function of the benthic ecosystem its chemical and physical factors and the microfauna communities with special reference to the ciliated protozoa. *Ophelia*, 6: 1~182
- Fenchel T, Riedl R H. 1970. The sulphide system: a new biotic community underneath the oxidized layer of marine sand bottoms. *Mar Biol*, 7: 225~231
- Friedrich H. 1965. *Meeresbiologie*. Berlin: Borntraeger
- Fry B. 1988. Food web structure on Georges Bank from stable C N and S isotopic composition. *Limnol*

- Oceanogr, 33(5): 1182~1190
- Fry B, Quinones R B. 1994. Biomass spectra and stable isotope indicators of trophic level in zooplankton of the Northwest Atlantic. *Mar Ecol Prog Ser*, 112 (1~2): 201~204
- Fuhrman J A. 1980. Bacterioplankton secondary production estimates for coastal waters of British Columbia and California. *Appl Environ Microbiol*, 39(6): 1085~1095
- Gause G F. 1934. *The Struggle for Existence*. Baltimore: Williams & Wilkins
- Gharrett A J, et al. 1994. Genetic variation in sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) population of Asia and North America. *Can J Fish Aquat Sci*, 51(1): 132~146
- Gibson J A E, et al. 1990. Dimethylsulfide and the alga *Pheocystis pouchetii* in Antarctic coastal water. *Mar Biol*, 104: 339~346
- Giguere L A, et al. 1989. Can we estimate the true weight of zooplankton samples after chemical preservation? *Can J Fish Aquat Sci*, 46: 522~527
- Glibert P M. 1988. Nitrogen uptake and NH_4 regeneration by pelagic microplankton and marine snow from the North Atlantic. *J Mar Res*, 46: 837~852
- Grassle J F, Maciolek Blake N J. 1990. Are deep-sea communities resilient? In: Woodwell G M, ed. *The Earth in Transition*. New York: Cambridge University Press, 385~393
- Grassle F J. 1991. Marine biological diversity. *Bioscience*, 41(7): 453~457
- Gray G. 1992. Benthic-pelagic coupling: a benthic view. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev*, 30: 149~190
- Gray J S. 1981. *The Ecology of Marine Sediments: An Introduction to the Structure and Function of Benthic Communities*. Cambridge: Cambridge University Press
- Hall J A, Vincet W F. 1990. Picoplankton of coastal upwelling system. *Mar Biol*, 106: 465~471
- Hallagraeff G M. 1981. Seasonal study of phytoplankton pigments and species at a coastal station off Sidney: importance of the diatoms and the nanoplankton. *Mar Biol*, 61: 107~118
- Harada S. 1995. Variations in the transfer efficiency from photosynthetic and bacterial carbon production into zooplankton during a shift of zooplankton dominance from copepoda to doliolida. *PICES fourth Annual Meeting Abstracts*. 23
- Hardy A C. 1924. The herring in relation to its animate environment I: the food and feeding habits of the herring with special reference to the east of England. *Fish Invest. (Lond Ser 2)*, 7(3): 1~53
- Harrison W G, et al. 1987. *f*-ratio and its relationship to ambient nitrate concentration in coastal waters. *J Plankton Res*, 9(1): 235~248
- Harrison W G. 1992. Regeneration of nutrients. In: Falkowski P G, Woodhead A D, eds. *Primary Productivity and Biogeochemical Cycle in the Sea*. New York: Plenum Press, 385~407
- Haymon R M, McDonald K C. 1985. The geology of deep sea hot springs. *Amer. Sci*, 73(5): 441~449
- Heinbokel J K. 1978. Studies on functional role of tintinnids in the southern California Bight I: grazing and growth rates in laboratory cultures. *Mar Biol*, 47: 177~189
- Heinle D K. 1966. Production of a Calanoid Copepod *Acartia tonsa* in the Patuxent River Estuary. *Chesapeake Sci*, 7: 59~74
- Hobbie J E. 1977. Use of nuclepore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. *Appl Environ Microbiol*, 33: 1225~1228
- Hobson K A, et al. 1995. Sources of primary production benthic-pelagic coupling and trophic relationships

- within the Northeast Water Polynya: insights from $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analysis. *Mar Ecol Prog Ser*, 128 (1-3): 1~10
- Hutchinson G E. 1957. *A Treatise on Limnology*. Vol 1. New York: John Wiley & Sons Inc
- Ikeda T, Motoda S. 1978. Estimated zooplankton production and their ammonia in the Kuroshio and adjacent seas. *Fish Bull*, 76: 357~367
- Ikeda T. 1985. Metabolic rates of epipelagic marine zooplankton as a function of body mass and temperature. *Mar Biol*, 85: 1~11
- Jenkins W J. 1992. Tracer based inferences of new primary production. In: Falkowski P G, Woodhead A D, eds. *Primary Productivity and Biogeochemical Cycle in the Sea*. New York: Plenum Press, 299~316
- Johnson P W, Sieburth J Mcn. 1979. Chroococcoid cyanobacteria in the sea: a ubiquitous and diverse phototrophic biomass. *Limnol Oceanogr*, 24: 928~935
- Jones R. 1973. Density dependent regulation of the numbers of cod and haddock. *Rapp Proc Verb Reun Cons Int. Explor Mer*, 164: 156~173
- Kanda J, et al. 1992. Nitrate and ammonium uptake by phytoplankton populations during the spring bloom in Auke Bay Alaska. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 30: 509~518
- Kendeigh S C. 1974. *Ecology: with Special Reference to Animals and Man*. New Jersey: Englewood Cliffs Prentice-Hall
- Kiene R P, Bates T S. 1990. Biological removal of dimethyl sulfide from sea water. *Nature*, 345: 702~705
- Kinne O. 1970. *Marine Ecology*. Vol1. Wiley Interscience.
- Kinne O. 1978. *Marine Ecology*. Vol 4. John Wiley & Sons Press
- Kirchman D L, et al. 1993. Biomass and production of heterotrophic bacterioplankton in the oceanic subarctic. *Deep-Sea Research*, 40: 967~988
- Knauer G A, et al. 1979. Fluxes of particulate carbon nitrogen and phosphorus in the upper water column of the northeast Pacific. *Deep-Sea Research*, 26A: 97~108
- Koblentz-Mishke O J, et al. 1970. Plankton primary production of the world ocean. In: *Scientific Exploration of the South Pacific*. Standard Book No. 309-01755-6. *Nat Acad Sci Wash*, 183~193
- Kohn A J. 1959. The ecology of *Conus* in Hawaii. *Ecol Monogr*, 29: 47~90
- Krebs C J. 1978. *Ecology: the Experimental Analysis of Distribution and Abundance* (2nd ed.). New York: Harper and Row
- Krebs J R, Davis N B. 1987. *An Introduction to Behavioral Ecology*. Blackwell Scientific Publications
- Krupatkina D K. 1990. Estimates of primary production in oligotrophic waters and metabolism of picoplankton: a review. *Mar Microb Food Webs*, 4: 87~102
- Lalli C M, Parsons T R. 1997. *Biological Oceanography: An Introduction* (2nd ed.). Butterworth-Heinemann Oxford
- Lande R. 1988. Genetics and demography in biological conservation. *Science*, 241: 1455~1460
- Legendre L, Rassoulzadegan F. 1995. Plankton and nutrient dynamics in marine waters. *Ophelia*, 41: 153~172
- Lewis M R. 1992. Satellite ocean color observations of global biogeochemical cycles. In: Falkowski P G, Woodhead A D, eds. *Primary Productivity and Biogeochemical Cycle in the Sea*. New York: Plenum

- Press, 139~153
- Li W. 1995. Composition of ultraphytoplankton in the central North Atlantic. *Mar Ecol Prog Ser*, 122: 1~8
- Longhurst A R. 1971. The Clupeod Resources of Tropical Seas. *Oceanog Marine Biol Ann Rev*, 9: 349~385
- Longhurst A R, Harrison W G. 1989. The biological pump: profiles of plankton production and consumption in the upper ocean. *Prog Oceanogr*, 22: 47~123
- MacArthur R. 1955. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology*, 36: 533~536
- Mackenzie A, et al. 1998. *Instant Notes in Ecology*. BIOS Scientific Publishers Limited
- Malone T C. 1980. Algal size. In: Morris I, ed. *The Physiological Ecology of Phytoplankton*. Univ California, 433~463
- Mann K H. 1973. Seaweeds: their productivity and strategy for growth. *Science*, 182: 975~981
- Marchant H J, Scott F J. 1993. Uptake of submicrometre particles and dissolved organic material by Antarctic Choanoflagellates. *Mar Ecol Prog Ser*, 59~64
- Margalef R. 1958. Temporal succession and spatial heterogeneity in phytoplankton. In: Buzzati-Traverso A. ed. *Perspectives in Marine Biology*. Univ. California, 323~349
- Margalef R. 1967. Succession in marine population. *Adv Front Pl Sci (New Delhi)*, 2: 137~188
- Martin J H, et al. 1987. VERTEX: carbon cycling in the northeast Pacific. *Deep-Sea Res*, 34: 267~286
- Martin J H, et al. 1989. Vextex: phytoplankton / iron studies in the Gulf of Alaska. *Deep-Sea Research*, 36: 649~680
- Martin J H, et al. 1990. Iron in Antarctic water. *Nature*, 345: 156~158
- Martin J H, et al. 1991. The case for iron. *Limnol Oceanogr*, 36: 1793~1802
- Martin J H. 1992. Iron as a limiting factor in oceanic productivity. In: Falkowski P G, Woodhead A D, eds. *Primary Productivity and Biogeochemical Cycle in the Sea*. New York: Plenum Press, 123~137
- Martin J H, et al. 1994. Testing the iron hypothesis in ecosystem of the equatorial Pacific Ocean. *Nature*, 371: 123~129
- McManus G B. 1991. Flow analysis of a planktonic microbial food web model. *Marine Microbial Food Webs*, 5: 145~160
- McNeely J A. 1990. The future of national parks. *Environment*, 32: 16~41
- McRoy C P, Helfferich C. 1977. *Seagrass Ecosystems*. New York: Marcel Dekker
- Michael J R F. 1999. Modeling the relative contributions of autotrophs and heterotrophs to carbon flow at a Lagrangian JOGFS station in the Northeast Atlantic: the importance of DOC. *Limnol Oceanogr*, 44(1): 80~94
- Milne A. 1957. Theories of natural control of insect populations. *Cold Spring Harbor Sym Quant Biol*, 22: 253~271
- Minas T, et al. 1986. Productivity in upwelling areas deduced from hydrographic and chemical fields. *Limnol Oceanogr*, 31: 1180~1204
- MoKsness E, Stole R. 1997. Larviculture of marine fish for sea ranching purposes: is it profitable? *Aquaculture*, 155: 341~353

- Moloney C L, Field J G. 1991. The size-based dynamic of plankton food webs. *J Plankton Res*, 13(5): 1003~1092
- Morris et al. 1971. Relationship between light carbon dioxide fixation and dark carbon dioxide fixation by marine algae. *Limnol Oceanogr*, 16: 854~858
- Murphy L S, Haugen E M. 1985. The distribution and abundance of phototrophic ultraplankton in the North Atlantic. *Limnol Oceanogr*, 30: 47~58
- Murray J W, et al. 1989. Nutrient assimilation export production and ^{234}Th scavenging in the eastern equatorial Pacific. *Deep-Sea Research*, 36: 1471~1489
- Nicholson A J. 1933. The balance of animal populations. *J Anim Ecol* 2: 132~178
- Nicholson A J. 1954. An outline of the dynamics of animal populations. *Australian J Zool*, 2: 9~65
- Ning X, et al. 1993. Size-fractionated biomass and productivity of phytoplankton in Prydz Bay and the adjacent Indian Sector of the Southern Ocean during the austral summer 1990/1991. *Korean J Polar Res*, 4: 17~28
- Ning Xiu-ren, et al. 1996. Size-fractionated biomass and productivity of phytoplankton and particulate organic carbon in the Southern Ocean. *Polar Biol*, 16: 1~11
- Nixon S W, et al. 1980. Phosphorous regeneration and the metabolism of coastal marine bottom communities. In: Tenore K K, et al. eds. *Marine Benthic Dynamics*. Univ S Carolina Press, 219~242
- Nybakken J W. 1982. *Marine Biology-An Ecological Approach*. New York: Harper & Row Publishers
- Odum E P. 1971. 生态学基础. 孙儒泳等译. 1982. 北京:人民教育出版社
- Olson R J, et al. 1990. Spatial and temporal distributions of prochlorophyte picoplankton in the North Atlantic Ocean. *Deep-Sea Research (I Oceanogr Res Pap)*, 37(6A): 1033~1051
- Omori M. 1969. Weight and chemical composition of some important oceanic zooplankton in the North Pacific Ocean. *Mar Biol*, 3: 4~10
- Oudm E P. 1989. *Ecology and Endangered Life-support System*. Sinauer Associations Inc
- Packard T T. 1971. Variations in nitrate reductase activity in marine phytoplankton. *Inv Pesq*, 35: 209~220
- Palne R T. 1969. A note on trophic complexity and community stability. *Amer Nat*, 103: 91~93
- Parsons T R, et al. 1984. *Biological Oceanographic Processes* (3rd ed.). Oxford: Pergamon Press
- Paul L B. 2000. *Pollution Prevention: Fundamentals and Practice*. Boston: McGraw-Hill
- Pauly D, Christensen. 1995. Primary production required to sustain fisheries. *Nature*, 374: 255~257
- Pauly D, et al. 1998. Fishing down marine food webs. *Science*, 279: 860~863
- Perez M T, et al. 1997. Plankton oligotrich ciliates in the NW Mediterranean: growth rates and consumption by copepods. *Mar Ecol Prog Ser*, 155: 89~101
- Pitcher T J, Hart P J B. 1982. *Fisheries Ecology*. Westport C T: AVI publishing
- Platt T, Subba Rao D V. 1975. Primary production of marine microphytes In: Copper J P, ed. *Photosynthesis and Productivity in Different Environments*. Cambridge: Cambridge University Press, 249~280
- Platt T, et al. 1985. Biogenic fluxes of carbon and oxygen in the ocean. *Nature*, 318: 55~58
- Platt T, et al. 1992. The importance and measurement of new production. In: Falkowski P G, Woodhead A D, eds. *Primary Productivity and Biogeochemical Cycle in the Sea*. New York: Plenum Press, 273~284

- Primack R. B. 1993. 保护生物学概论. 祈承经译. 1996. 长沙:湖南科学技术出版社
- Putman R J, Wratten S D. 1984. Principles of Ecology. Croom Helm Ltd.
- Raymont J E G. 1980. Plankton and Productivity in the Ocean (2nd ed.). I: Phytoplankton. New York: Pergamon Press Ltd
- Rhee G-Y, Gotham I J. 1981. The effect of environmental factors on phytoplankton growth: light and the interactions of light with nitrate limitation. *Limnol Oceanogr*, 26: 649~659
- Rhoad D C, et al. 1978. Disturbance and production on the estuarine sea floor. *Amer Sci*, 66: 577~586
- Ried W V, Miler K R. 1989. Keeping Option Alive: The Scientific Basis for Conserving Biodiversity. Washington D C: World Resources Institute
- Ryther J H. 1956. Photosynthesis in the ocean as a function of light intensity. *Limnol Oceanogr*, 1: 61~70
- Ryther J H. 1969. Photosynthesis and fish production in the sea. *Science*, 66: 72~80
- Sanders H L. 1968. Marine benthic diversity: a comparative study. *Amer Nat*, 102: 243~282
- Sarmiento J L. 1992. New production and the global carbon cycle. In: Falkowski P G, Woodhead A D, eds. Primary Productivity and Biogeochemical Cycle in the Sea. New York: Plenum Press, 317~332
- Schad G A. 1963. Niche diversification in a parasite species flock. *Nature*, 198: 404~406
- Schonbeck M, Norton T A. 1978. Factors controlling the upper limits of fucoid algae on the shore. *J Exp Mar Biol Ecol*, 31: 303~313
- Shaffer M L. 1981. Minimum population sizes for species conservation. *Bio Science*, 31: 131~134
- Shelbourn J E, et al. 1973. Effect of temperature and feeding regime on the specific growth rate of sockeye salmon fry (*Oncorhynchus nerka*) with a consideration of size effect. *J Fish Res Bd Canada*, 30: 1191~1194
- Sheldon R W. 1972. The size distribution of particles in the ocean. *Limnol Oceanogr*, 17: 327~340
- Sheldon R W, et al. 1982. Fish production in multispecies fisheries. *Can Spec Publ Fish Aquat Sci*, 59: 28~38
- Shelford V E. 1911. Physiological animal geography. *J Morphol*, 22: 551~618
- Sherr E B, Sherr B F. 1988. Role of microbes in pelagic food web: a revised concept. *Limnol Oceanogr*, 33: 1225~1227
- Shushkina E A. 1985. Production of principal ecological groups of plankton in the epipelagic zone of the ocean. *Oceanology*, 25: 653~658
- Simberloff D S, Wilson E O. 1969. Experimental zoogeography of islands: the colonization of empty islands. *Ecology*, 50: 278~296
- Smith R L. 1980. Ecology and Field Biology (3rd ed.). New York: Harper & Row
- Smith W O Jr, Nelson D M. 1990. Phytoplankton growth and new production in the Weddel Sea marginal ice zone. *Limnol Oceanogr*, 35: 809~821
- Solbring O T. 1991. The origin and function of biodiversity. *Environment*, 33(5): 1~38
- Sprules W G, et al. 1991. Biomass size spectrum of the lake Michigan pelagic food web. *Can J Fish Aquat Sci*, 48: 105~115
- Steele J H. 1970. Marine Food Chains. Edinburgh: Oliver & Boyd
- Steele J. 1974. The Structure of Marine Ecosystems. London: Blackwell Scientific Publication

- Steemann-Nielsen E, Hansen V Kr. 1959. Light adaptation in marine phytoplankton populations and its interrelation with temperature. *Physiol Plant*, 12: 353~370
- Stozenburg W. 1992. The mussels message. *Nature Conservancy*, 42(Nov./Dec.): 16~23
- Taghon G L, Greene R R. 1992. Utilization of deposited and suspended particulate matter by benthic "interface" feeders. *Limnol Oceanogr*, 37: 1370~1391
- Tait V. 1981. *Elements of Marine Ecology* (3rd ed.). Butterworths Scientific Ltd
- Takahashi M, Bienfang P K. 1983. Size structure of phytoplankton biomass and photosynthesis in subtropical Hawaiian water. *Mar Biol*, 76: 203~211
- Takahashi M, Hori T. 1984. Abundance of picophytoplankton in the subsurface chlorophyll maximum layer in subtropical and tropical waters. *Mar Biol*, 79: 177~186
- Tang E P Y. 1995. The allometry of growth rates. *J Plank Res*, 17(6): 1325~1335
- Tang Q. 1993. Effects of long-term physical and biological perturbation on the contemporary biomass yields of the Yellow Sea ecosystem. In: Sherman K, et al. eds. *Large Marine Ecosystem: stress mitigation and sustainability*. AAAS Press
- Tansley A G. 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology*, 16: 284~307
- Teal J M. 1962. Energy flow in the salt marsh ecosystem of Georgia. *Ecology*, 43: 614~624
- Tenore K R. 1977. Growth of *Capitella capitata* cultured on various levels of detritus derived from different sources. *Limnol Oceanogr*, 22: 936~941
- Thorson G. 1955. Modern aspects of marine level-bottom animal communities. *J Mar Res*, 14: 387~397
- Toggweiler J R. 1989. In the downward dissolved organic matter flux important in carbon transport? In: Berger W H, et al. eds. *Productivity of the Ocean: Present and Past*. New York: John Wiley & Sons Ltd
- Valiela I. 1984. *Marine Ecological Processes*. New York: Springer-Verlag Inc
- Vovelock J E. 1992. Gaia as seen through the atmosphere. *Atmospheric Environment*, 6: 579~580
- Waterbury J B, et al. 1980. Preliminary assessment of the importance of *Synechococcus* spp. as oceanic primary producers. In: Falkowski P G, Woodhead A D, eds. *Primary Productivity and Biogeochemical Cycle in the Sea*. New York: Plenum Press, 516~517
- Weigert R G. 1979. Ecological processes characteristic of coastal *Spartina* marshes of the south-eastern USA. In: Jefferies R L, Davy A J. eds. *Ecological Processes in Coastal Environments*. London: Blackwell Scientific Publications, 467~490
- Whittaker R H. 1975. *Communities and ecosystems* (2nd ed.). New York: Macmillan Publishing Company
- Widdows, et al. 1998. A benthic annular flume for in situ measurement of suspension feeding / biodeposition rates and erosion potential cohesive sediments. *Estuarine Coastal Shelf Sci*, 46: 27~38
- Wilson E O, Peter F M. 1988. *Biodiversity*. Washington D C: National Academy Press
- Wong C W, Harrison P J. 1992. *Marine Ecosystem Enclosed Experiments*. Ottawa Ontario Canada
- Wotton R S. 1994. *The Biology of Particles in Aquatic Systems* (2nd ed.). CRC Press Inc
- Wu J, Luther G W. 1994. Size-fractionated iron concentrations in the water column of the northwest Atlantic Ocean. *Limnol Oceanogr*, 39: 1119~1129
- Ziemann D A, et al. 1990. Interannual variability in the Auke Bay phytoplankton. In: Ziemann D A, Fulton-Bennett K W. eds. *APPRISE-Interannual Variability and Fisheries Recruitment*. Honolulu: The Oceanic Institute



2002. 6. 20

人天

38.00元

63387.5

2002. 7. 1

58.45054
239

000027959

2002

海洋生态学

借者单位	借者姓名	借出日期	还书日期
生态	蔡春秋	2004.7.23	
科研处	周家祥	2004.11.26	

58.45054
239

000027959

(Q-1111.0202)

厦门大学新世纪教材大系

(第二版)

海洋生态学

● 沈国英 施并章 编著

新

世

纪

教

材

大

系

责任编辑 / 胡华强 韩学哲 · 封面设计 / 高海英

ISBN 7-03-009864-1



9 787030 098641 >

ISBN 7-03-009864-1

定 价：38.00 元